



Importance relative des conditions environnementales et individuelles au moment du départ, pendant le transit et à l'installation dans le processus de dispersion chez les mammifères : l'exemple du lièvre d'Europe *Lepus europaeus*

Alexis Avril

► **To cite this version:**

Alexis Avril. Importance relative des conditions environnementales et individuelles au moment du départ, pendant le transit et à l'installation dans le processus de dispersion chez les mammifères : l'exemple du lièvre d'Europe *Lepus europaeus*. Biologie animale. Université Claude Bernard - Lyon I, 2011. Français. NNT : 2011LYO10085 . tel-01332556

HAL Id: tel-01332556

<https://theses.hal.science/tel-01332556>

Submitted on 16 Jun 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE L'UNIVERSITE DE LYON
Délivrée par
L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1
ECOLE DOCTORALE E2M2

DIPLOME DE DOCTORAT
(arrêté du 7 août 2006)

soutenue publiquement le 20 mai 2011

par
Alexis AVRIL

Importance relative des conditions
environnementales et individuelles
au moment du départ, pendant le transit et à l'installation
dans le processus de dispersion chez les mammifères

L'exemple du lièvre d'Europe *Lepus europaeus*

Directeurs de thèse : Dominique PONTIER et Jérôme LETTY

JURY :

Mr Sylvain DOLEDEC, Président
Mr Jean CLOBERT, Rapporteur
Mr Nigel Gilles YOCCOZ, Rapporteur
Mr Manuel MASSOT, Rapporteur
Mr Jérôme LETTY, Co-directeur de thèse
Mme Dominique PONTIER, Directeur de thèse

UMR CNRS 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive,
Université de Lyon, Université Claude Bernard Lyon1,
43 Bd du 11 novembre 1918, 69622, Villeurbanne cedex, France

REMERCIEMENTS...

Que ceux qui pensent que l'écriture de ces quelques lignes constitue la part la plus aisée de la rédaction d'un manuscrit de thèse comprennent qu'ils se trompent... car tout ce qui suit sera tout bonnement la part la plus lue du mémoire.

Je tiens d'abord à rendre hommage à ceux qui m'ont vu grandir ainsi qu'aux quelques poissons pilotes qui m'ont accompagnés avant et jusqu'en fin d'aventure. Sachez que sans vous, je ne serai ce que je suis et que ces petits mots qui vous sont dédiés ne sont qu'une litote de toute ma gratitude envers vous.

A ma mère, pour son soutien de toujours et son amour inconditionnel. Merci pour cet optimisme naïf, celui qui t'as toujours conduit à croire en moi, et de fait rehaussé ce peu d'amour propre qui me fait tant défaut. Merci aussi pour ces coups de pieds au c... quand les « y-en a marre de l'école ! ça sert à rien ! » devenaient récurrents.

A mon père, pour avoir attendu, accepté et financé mon périple scolaire, pour cette « tape » à l'épaule, déclaration silencieuse, si tardive, mais Ô combien encourageante. Merci !

A Alice, pour ton amour, pour cette folie, celle qui t'a poussée à bien vouloir supporter et partager cette vie de fin de thèse avec moi. Sans toi « le navire que je suis aurai sombré dans les abysses ». Que cette remise à flot marque le début d'un long voyage avec toi. Merci pour tout.

Aux membres de ma famille qui ont bien voulu donner marques d'encouragement ou signe d'intérêt, merci.

Aux « potes » de Sainté, Max, Vin, Chriseux, Chrismaz, Wallet. Heureux de vous connaître, fier d'être de la bande, « en vert et contre tous ». Quel bonheur de découvrir et de pouvoir partager avec vous d'autres passions que la recherche. Merci à vous, merci de votre soutien, votre écoute, votre ouverture d'esprit. Que cette amitié reste éternelle !

Aux indélébiles de François Mauriac : Lo, Greg, Séverine. Nous nous sommes connus imberbes et boutonneux, je vous connais maintenant parents. Séverine, dommage que tu sois partie trop tôt, je suis sûr que de là où tu es, tu as apprécié l'épilogue.

A la Dream team 2006 : Sab, Dzin, Lou, Nico, Jo le frais, Goldorak Jean Yves. Ces moments inoubliables passés en votre compagnie ont figé ce désir de faire de l'Ecologie animale un avenir. A bientôt sur le sol Guyanais, à la Réunion, à Strasbourg, au Québec, en Grèce, au Pays de Galle...

A la « guenille » qui m'a accompagné en tout début d'aventure, jusqu'au chemin nouveau qui m'était destiné.

Aux amis de mes parents, et parents spirituels : Serge, René, Christiane, merci !

Je remercierai ensuite tout ceux qui ont permis directement à ce travail de grandir et/ou qui ont de prêt ou de loin, contribué à l'aboutissement de ce projet.

Je voudrais remercier mes guides scientifiques et – accessoirement ! – chefs : Dominique Pontier et Jérôme Letty. Dominique, vous savez combien je vous suis reconnaissant de m'avoir ouvert les portes du LBBE et de l'Ecologie des populations, un certain mois de novembre 2005. Merci pour avoir récupéré l'enfant errant que j'étais à l'issue du DEA. Merci aussi pour m'avoir donné cette liberté d'apprendre et cette autonomie que je souhaitais tout en restant à l'écoute lorsque je l'ai réclamé. Merci aussi d'avoir accepté, surmonté voire même pallié mes failles et mes doutes, au début, pendant et surtout en fin d'aventure. Jérôme, le sujet traité dans ce manuscrit et le financement qui l'accompagne te sont étroitement liés. Je ne peux que te remercier de me les avoir alloués, sans curriculum vitae ni entretien particulier ! Je tiens aussi à te remercier pour ta présence tout au long de cette aventure, et ce malgré la distance qui nous a séparés. Tu as toujours su répondre rapidement à mes interrogations, par mail ou par téléphone, je t'en suis on ne peut plus reconnaissant. Je crois que j'étais ton premier étudiant en thèse. Puisse cette aventure t'encourager à renouveler l'expérience.

Je voudrais aussi exprimer ma plus profonde gratitude envers les membres du Jury : Jean Clobert, Nigel Gilles Yoccoz, Manuel Massot et Sylvain Doledéc. Ce fut un honneur pour moi de vous avoir comme juges de ce travail. Sans donnée, pas de thèse, je remercierais donc aussi l'ensemble des acteurs du CNERA « petite faune » de l'ONCFS, avec et pour qui j'ai travaillé, ainsi que toutes les personnes, anonymes ou non, ayant contribué à la récolte de ces données.



Merci à Yves Léonard, Régis Péroux, Yves Bray, Bernard Mauvy, Clément Calenge, Philippe Aubry, Jean-Sébastien Guilton, Philippe Landry, ainsi qu' à François Reitz, directeur du CNERA, envers qui je suis reconnaissant de m'avoir « embaucher » là encore sans curriculum vitae ni entretien particulier ! Merci aussi aux agents de la FDC 41, Gilles Mettaye et Stéphane Chantecaille, aux chasseurs et présidents des sociétés de chasse communale de Maves et de la Chapelle, Martial Huard et Jean-Claude Dodin, ainsi qu'à Jean-Louis Fesneau et Jean-Pierre Blot pour leurs aide et soutien sur le terrain.

Je voudrais aussi exprimer mes sincères remerciements envers Roger Pradel du CEFÉ. Ce fut un réel plaisir de travailler avec l'Humilité et la Simplicité même. Je souhaite qu'il s'agisse là des prémices d'une longue collaboration.

Je terminerai par adresser mes remerciements aux maîtres du LBBE qui ont bien voulu faire partager leur connaissance lorsque cela s'imposait : Jean Michel Gaillard, Hervé Fritz, Stéphane Dray...ainsi qu'à mes précédents encadrants, à Saint Etienne puis à Grenoble : Nicolas Matheron et Christian Graff, qui m'ont généreusement donné l'opportunité de voir plus haut.

Et Puis il y a les collègues de travail, avec qui la cohabitation forcée nous a parfois conduit à sympathiser, voire même partager de mémorables tranches de vie. Tous ont, quelque part, rendu ce travail plus supportable qu'il n'aurait pu l'être. Merci aux passagers de l'office Fourty six : Hugues, Manue, Maud, Hinda, Léo, Cécile, Tom, JP, Steph et les satellites « Popchat » Guillaume & JB pour cette chaleureuse cohabitation et pour tous ces moments nocturnes...Merci aux anciens, aujourd'hui permanents ou transients : les illustres préoccupants de l'office fourty six, qui nous ont snobé, nous les petits nouveaux : petit Matthieu, Sabrina ; ceux du bureau d'en face: Jodie, Vincent, Gaëlle, David, Franck, Pierrick... Pierrick, que les couloirs sont bien ternes depuis ton départ ! Ceux des bureaux d'à côté : Seb, Vlad, Christophe. Merci aussi aux petits nouveaux qu'on snobe à notre tour, tradition oblige : Lucille, Marion, Jérémy, Les Mattheux...

Certains d'entre vous sont allés jusqu'à tomber le mur séparant les « collègues » des amis. Hugues et Seb, vous être rentrés dans ce cercle fermé par la voie nicotinique. Je vous accorde une mention spéciale, non pas pour m'avoir convaincu d'arrêter la cigarette mais pour avoir facilité mon intégration dans le laboratoire et avoir estimé l'homme bien avant d'en juger le collaborateur.

Hugues, je t'ai croisé, rentrée 2005, dans le bureau de notre future chef. Nous étions alors deux candidats potentiels pour un sujet de thèse intitulé « synchronie des fluctuations d'abondance des populations de chats sur les îles Kerguelen ». J'ai refusé. C'est bien heureux car un an plus tard j'avais le privilège d'avoir Mr « Super  » comme miroir pour cinq années consécutives !! Merci pour m'avoir donné la clé : « ?démerde toi » sous . A bientôt pour chercher le lièvre et faire un « gros restau » !!

Seb, Post-doc tu étais, Maître de conférences je te retrouve, « Docteur » tu me vois grandir. Je me souviens encore, un certain bureau 45 de nos premiers échanges sur un sujet « chat orange ». Pas facile de cerner l'ours, très heureux de connaître maintenant l'homme. Je te remercie de m'avoir encadré durant ce fameux « DU », pour la qualité de cet encadrement, pour sa justesse. Un grand merci aussi pour ce soutien et ces discussions « intimes » en fin de thèse, lorsque tout déraillait... Je te souhaite de trouver la route la plus sereine.

Manue, nous n'avons pas fumé beaucoup de cigarettes ensemble, mais toi aussi tu as franchi le pas. Pourtant, si tu te rappelles bien, toi non plus tu ne voulais pas « mélanger collègues de travail et amis » !! Et bien tu avais bien raison, car après bien des tentatives nous n'avons jamais réussi à collaborer ! J'espère que tu me feras encore partager tes passions pour l'anisette, le moyen âge et l'hypocras...Je te souhaite de dénicher le sujet qui « te fait vibrer ».

Léo, l'Africaine, tu es arrivée tardivement, mais tu t'es vite fondue dans l'esprit de l'office fourty six. Sur petit félin aujourd'hui tu es, mais hyène tu resteras ! Tu as pris le chemin de la recherche par une voie obscure, je te souhaite de trouver la lumière. Bon courage, ne lâche rien !

Note : A tous ceux qui pensent qu'ils méritent une place dans ces remerciements, mais qui ne s'y retrouvent pas, deux choses : soit il s'agit d'un oubli de ma part et je les prie de bien vouloir m'en excuser, soit ils surestiment la part qui leur est due dans ce travail...



A

A ma mère...

A mon père...

A Alice...

RESUME :

A travers l'exemple du lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*), l'objectif de cette thèse est de contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes régissant les variations d'abondance observées dans les populations animales. Dans ce cadre la dispersion est pressentie comme l'une des principales sources de variation. Après avoir rappelé les principales notions théoriques nécessaires à l'appréhension de ce travail et décrit brièvement l'intérêt du modèle d'étude, nous abordons la problématique sous deux angles différents mais néanmoins complémentaires. Le 1^{er} est dédié à l'identification des facteurs promouvant les départs et favorisant l'installation des dispersants. L'âge, le sexe et la densité de congénères apparaissent comme les principales variables influentes. Le 2nd angle a pour objectif d'identifier les variables pouvant moduler le succès de la dispersion. Bien qu'induisant des départs supplémentaires, la chasse apparaît comme facteur déterminant dans l'échec de la dispersion en augmentant les risques de mortalité pendant le transit. Aussi, la densité dans le site de départ est proposée comme variable diminuant la qualité phénotypique des dispersants. L'ensemble de ces résultats souligne l'importance des conditions environnementales rencontrées au moment du départ, pendant le transit et à l'installation dans la réussite de la dispersion. L'action combinée de la chasse et de la densité sur la dispersion est proposée comme mécanisme probable à l'origine des fluctuations d'abondance observées sur le court terme chez le lièvre d'Europe.

Key-words : Dispersion phase-dépendante, densité, transit, modèles multi-états, risque de prédation, chasse, mammifères.

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE :

Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR CNRS 5558, Bâtiment Mendel, 43
Boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex France

TITLE :

On the relative importance of environmental and individual conditions during departure, transience and settlement in mammal dispersal process:
the European hare (*Lepus europaeus*) as a case study

ABSTRACT :

Through the example of the European hare (*Lepus europaeus*), the aim of this work is to contribute to a better understanding of the mechanisms underlying the fluctuation of abundances in animal populations. In this context, dispersal may be seen as the main source of variation. After reminding the theoretical concepts needed to understand this work and briefly describing the interest of the model, we address the topic in two different but complementary approaches. The 1st one is dedicated to the identification of the factors that promote departures and favor settlement of dispersers. Age, sex and density appear to be the main explanatory variables. The 2nd approach is designed to identify the factors that modulate the success of dispersal. Although inducing supplementary emigrants, hunting appears as an important factor decreasing the success of dispersal by increasing the mortality risk during transience. In addition, density in the original site is proposed as one potential factor decreasing the phenotypic quality of dispersers. Overall, these results emphasize the importance of the environmental conditions encountered at the time of departure, during transience and settlement in the dispersal success. The combined action of hunting and density on dispersal is proposed as one potential cause for the short term fluctuations of abundances in the European hare.

Key-words: Stage-dependent dispersal, density, transience, multi state models, predation risk, hunting, mammals.

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université

Vice-président du Conseil Scientifique

Vice-président du Conseil d'Administration

Vice-président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire

Secrétaire Général

M. le Professeur L. Collet

M. le Professeur J-F. Mornex

M. le Professeur G. Annat

M. le Professeur D. Simon

M. G. Gay

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard

Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles

Mérieux

UFR d'Odontologie

Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques

Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation

Département de formation et Centre de Recherche en Biologie

Humaine

Directeur : M. le Professeur J. Etienne

Directeur : M. le Professeur F-N. Gilly

Directeur : M. le Professeur D. Bourgeois

Directeur : M. le Professeur F. Locher

Directeur : M. le Professeur Y. Matillon

Directeur : M. le Professeur P. Farge

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies

Département Biologie

Département Chimie Biochimie

Département GEP

Département Informatique

Département Mathématiques

Département Mécanique

Département Physique

Département Sciences de la Terre

UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Observatoire de Lyon

Ecole Polytechnique Universitaire de Lyon 1

Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1

Institut de Science Financière et d'Assurances

Institut Universitaire de Formation des Maîtres

Directeur : M. le Professeur F. Gieres

Directeur : M. le Professeur F. Fleury

Directeur : Mme le Professeur H. Parrot

Directeur : M. N. Siauve

Directeur : M. le Professeur S. Akkouche

Directeur : M. le Professeur A. Goldman

Directeur : M. le Professeur H. Ben Hadid

Directeur : Mme S. Fleck

Directeur : Mme le Professeur I. Daniel

Directeur : M. C. Collignon

Directeur : M. B. Guiderdoni

Directeur : M. P. Fournier

Directeur : M. le Professeur C. Coulet

Directeur : M. le Professeur J-C. Augros

Directeur : M. R. Bernard

Table des matières

| | |
|--|----------|
| Préambule..... | 1 |
| Chapitre 1 | |
| Introduction générale | 5 |
| 1. Terminologie et concepts..... | 7 |
| 1.1 Mouvements, migrations, dispersion : la panacée des définitions | 7 |
| 1.2 Dispersion/philopatrie, une dichotomie discutée | 8 |
| 1.3 Valeur sélective et aptitude phénotypique..... | 10 |
| 1.4 La dispersion : élément clé de l'Ecologie évolutive des populations..... | 11 |
| 2. Approche « écologique » de la dispersion | 13 |
| 2.1 Vers la spirale inéluctable de l'extinction ?..... | 13 |
| 2.2 Le « paradoxe du paradigme » source-puits | 14 |
| 2.3 Stochasticité et condition-dépendance à la rescousse de modèles bien trop « caricaturaux » ?..... | 15 |
| 3. Des conflits sociaux et familiaux à l'origine évolutive de la dispersion..... | 18 |
| 3.1 Lorsque l'histoire et les autres s'en mêlent | 18 |
| 3.2 Conflits parent-enfant et apparentement | 19 |
| 3.3 Prohibition naturelle de l'inceste | 19 |
| 3.4 Compétitions sexuelles et intra-sexuelles | 21 |
| 4. Dispersion condition-dépendante, plasticité et personnalité..... | 23 |
| 4.1 De l'évolutif au proximal..... | 23 |
| 4.2 Dispersion condition-dépendante : de nouvelles preuves..... | 23 |
| 4.3 La dispersion : un comportement plastique « souple » ou « rigide » ?..... | 25 |
| 5. Economie du comportement de dispersion : le jeu de la stratégie | 27 |
| 5.1 Rester philopatrick, un moindre mal... ? | 27 |
| 5.2 ... ou se disperser à moindre coûts ? | 28 |
| 5.3 Dispersant à l'entraînement/Philopatrique au rattrapage : lorsque la décision devient plastique..... | 30 |
| 6 Mesurer la dispersion..... | 33 |
| 6.1 Estimer les coûts et bénéfices | 33 |
| 6.2 Des outils variés pour un « multicomportement »..... | 34 |

| | | |
|-----|--|----|
| 6.3 | Apport des modèles multi-états dans les études sur la dispersion | 35 |
|-----|--|----|

Chapitre 2

Le lièvre d'Europe ; l'espèce, son habitat, sa biologie..... 37

| | | |
|-----|--|----|
| 1 | Un modèle : le lièvre d'Europe | 39 |
| 1.1 | L'espèce | 39 |
| 1.2 | De ses origines à sa répartition, de sa répartition à son habitat..... | 40 |
| 2 | Biologie..... | 41 |
| 2.1 | Mœurs, alimentation et utilisation de l'espace | 41 |
| 2.2 | Cycles biologiques et reproduction..... | 42 |
| 2.3 | Dynamique des populations..... | 43 |
| 2.4 | Dispersion | 44 |
| 3 | Présentation générale de l'étude..... | 47 |
| 3.1 | La Beauce, un paysage monotone..... | 47 |
| 3.2 | Données récoltées et méthodes..... | 48 |
| 3.3 | Présentation générale du travail..... | 53 |

Chapitre 3

Se disperser, « *combien, qui, où ?* »

Facteurs ultimes et proximaux de la dispersion chez le lièvre d'Europe 55

| | | |
|-----|--|----|
| 1 | Introduction..... | 57 |
| 2 | Natal dispersal of European hare in a high density population..... | 61 |
| 2.1 | Introduction..... | 62 |
| 2.2 | Material and Methods | 64 |
| 2.3 | Results..... | 70 |
| 2.4 | Discussion | 73 |
| 2.5 | Acknowledgments | 77 |
| 2.6 | Appendices..... | 78 |
| 3 | Discussion complémentaire : un biais sexuel confirmé, une dispersion densité-dépendante à confirmer..... | 84 |
| 3.1 | Un patron de dispersion plastique | 84 |
| 3.2 | Dispersion densité-dépendante chez le lièvre d'Europe ?..... | 85 |
| 3.3 | Importance des échelles spatio-temporelles dans l'évaluation de la densité-dépendance..... | 86 |

| | | |
|--|---|------------|
| 3.4 | Paysage du risque, stress local et dispersion | 88 |
| 4 | Are conspecifics the main driver of settlement decision of juvenile dispersing European hares? | 91 |
| 4.1 | Introduction..... | 92 |
| 4.2 | Material and Methods | 93 |
| 4.3 | Results..... | 99 |
| 4.4 | Discussion..... | 102 |
| 4.5 | Acknowledgments | 106 |
| 5 | Discussion complémentaire : Immigration densité-dépendante positive chez le lièvre d'Europe ?..... | 107 |
| 5.1 | Des femelles plus sensibles à la densité de congénères | 107 |
| 5.2 | Sélection de l'habitat « biaisée » en faveur des femelles et information publique | 108 |
| 5.3 | Un cas de dispersion balancée ?..... | 109 |
| Chapitre 4 | | |
| Se disperser, « <i>quand, comment ?</i> » | | |
| Succès de la dispersion chez le lièvre d'Europe | | 111 |
| 1 | Introduction..... | 113 |
| 3 | A multi-event model to study stage-dependence dispersal in radio-collared hares: When hunting promotes costly transience | 119 |
| 2.1 | Introduction..... | 120 |
| 2.2 | Material and Methods | 122 |
| 2.3 | Results..... | 133 |
| 2.4 | Discussion..... | 139 |
| 2.5 | Acknowledgments | 143 |
| 2.6 | Appendices | 144 |
| 2 | Explorations movements in juvenile European hares (<i>Lepus europaeus</i>): Dispersal attempts or hunting-induced agitation?..... | 151 |
| 3.1 | Introduction..... | 152 |
| 3.2 | Material and Methods | 154 |
| 3.3 | Results..... | 161 |
| 3.4 | Discussion..... | 165 |
| 3.5 | Acknowledgments | 167 |
| 4 | Discussion complémentaire : paysage du risque et dispersion | 169 |

| | | |
|-----|---|-----|
| 4.1 | Dispersion coûteuse car transit coûteux : des preuves..... | 169 |
| 4.2 | Des mouvements d'exploration et de dispersion coïncidant avec l'ouverture de la chasse | 170 |
| 4.3 | Comparaisons des résultats obtenus dans les articles 1 (Chapitre 3), 3 et 4 (ce chapitre) | 171 |
| 5 | Body mass, sex and density affect the timing of dispersal in juvenile European hares | 175 |
| 5.1 | Introduction..... | 176 |
| 5.2 | Material and Methods | 177 |
| 5.3 | Results..... | 178 |
| 5.4 | Discussion..... | 180 |
| 5.5 | Acknowledgments | 181 |
| 5.6 | Appendix | 182 |
| 6 | Discussion complémentaire : paysage social et succès de la dispersion..... | 183 |
| 6.1 | Si la densité diminuait la qualité du dispersant..... | 183 |
| 6.2 | ... ou si les dispersants bénéficiaient d'une meilleure croissance à forte densité ? | 185 |

Chapitre 5

Conclusions générales et perspectives.....189

1. Importance d'étudier le processus dans son intégralité: du départ à l'installation en passant par le transit. 192
2. Dispersion et information publique en environnement « tout ou rien » 193
3. Prédation et intensité de la dispersion natale..... 196
4. Fluctuation d'abondance chez le lièvre : où en sommes-nous ? 198

Bibliographie 203

Liste des figures

| | |
|--|-----|
| Figure 1. Nombre de lièvres tués à la chasse pour 100ha en Europe depuis 1960 | 44 |
| Figure 2. Les différents modes d’occupation de l’espace observés chez le lièvre juvénile (d’après McShea & Madison 1992). | 45 |
| Figure 3. Représentation du protocole d’échantillonnage pour le comptage des lièvres au niveau des sites de captures..... | 49 |
| Figure 4. Règles de décision utilisées dans le présent travail pour estimer l’âge des individus. | 52 |
| Figure 5. Examples of dispersal movements in hares in three behavioural groups: A: philopatric « explorer » pattern, B: « shifter » disperser, C: « one-way » disperser. | 66 |
| Figure 6. A: Graphical representation of all adult locations centred on their respective arithmetic centre. B: Distribution of the distances of locations of all adults from their respective arithmetic centre..... | 67 |
| Figure 7. Shift of home-range (HRS) around the birth site for philopatric hares (-Sta- “stationary” and -Exp- “explorer” patterns) and Natal Dispersal Distances (NDD) in dispersing hares (-Shift- “shifter” patterns and -O-W- “one-way” disperser patterns). | 71 |
| Figure 8. Evolution of the distances of the successive locations from the birth site centre, and successive variances of the distances of all locations at t from the preceding arithmetic centre at $t-1$ ($\sqrt{I(X_{t/C-t})}$) in the three behavioural groups shown in figure 4: A: Philopatric “explorer”; B: Disperser “shifter”; C: Disperser “one-way”. | 80 |
| Figure 9. Decision rules for classifying the movement patterns into philopatric or dispersal patterns..... | 81 |
| Figure 10. Densités locales observées sur les sites de naissance des individus au cours des trois années d’étude..... | 85 |
| Figure 11. Distribution of the distances moved by disperser and philopatric hares according to sex..... | 95 |
| Figure 12. Observed $\hat{K}(r)$ function (dark line) and $K(r)$ 100% interval confidence bands obtained for each value of radius r under a random distribution of the settlement places... .. | 99 |
| Figure 13. Dispersal directions and Voronoï mosaic of abundances over the study area in year 2003, 2004 and 2005. | 101 |
| Figure 14. Digitized map of the study area and observed dispersal vectors and settlement places of one-way dispersers | 102 |
| Figure 15 : Exemples de domaines vitaux occupés successivement par un individu.. .. | 116 |
| Figure 16. Fate diagram illustrating MS-CR model state transitions from occasion t to occasion $t+1$ of a radio-collared hare with a functional battery.. .. | 129 |
| Figure 17. Fate diagram illustrating MS-CR model state transition from occasion t to occasion $t+1$ of radio-collared hare with a radio-transmitter failing | 130 |

| | |
|---|-----|
| Figure 18. A: State dependent survival rates ($\hat{S} \pm \text{SE}$) according to the period of the year; B: Proportions ($\hat{\alpha} \pm \text{SE}$) of individuals dying from causes other than hunting according to the distance (m) from the original site..... | 134 |
| Figure 19. A: Fidelity rate estimates ($\hat{\mu} \pm \text{SE}$) according to the period of the year; B: Exploration rates ($\hat{\epsilon} \pm \text{SE}$) according to the age of hares..... | 137 |
| Figure 20. Probability ($\pm \text{SE}$) that the radio transmitter remains fully functional at the next capture occasion according to time in months. | 139 |
| Figure 21. Distance moved from the birth site/home-range centre during “one-way” dispersal movements and first exploration movements at more than 704m from the centre of the birth place/home-range..... | 156 |
| Figure 22. Julian date of departure (JDa) for “one-way” dispersers and date of first departure for “explorer” according to sex and the Julian date of capture (JDi). | 162 |
| Figure 23. Probability for a hare to make exploration ($\pm \text{SE}$) according to the period of the year. | 163 |
| Figure 24. Monthly distributions of D_{\max} (in a log-scale) in juvenile hares experiencing their first hunting event (A) and adult hares (B) having already experienced hunting..... | 164 |
| Figure 25. Timing of dispersal since capture (TDi) according to the body mass of hares at the time of capture, population and sex..... | 179 |

Liste des tables

| | |
|--|-----|
| Table 1. Effects of the <i>Year</i> , <i>Sex</i> , <i>Age</i> , <i>Density</i> and <i>Period</i> on the proportion of “one-way” dispersal movements..... | 73 |
| Table 2. Proportion of “one-way” dispersal events according to the age-class and the period of the year..... | 73 |
| Table 3. Parameter estimates of GEEs and Standard logistic regression used to model the departure probability in the second step | 83 |
| Table 4. States, corresponding abbreviations (nominal and numerical), corresponding events, and corresponding capture probability used in the multi-event model. | 126 |
| Table 5. List of parameters used in the model, model notations and their biological interpretation | 128 |
| Table 6. Model selection based on QAICc for survival and mortality causes step..... | 135 |
| Table 7. Model selection based on QAICc for movement parameters. | 138 |
| Table 8. ANCOVA table of the model: $\text{Log}(JDd) = BM + JDc + \text{sex} + \text{pattern} + JDc * \text{pattern} + \varepsilon$ | 161 |
| Table 9. Model selection used to investigate the effect of sex, age and the period on the exploration probability..... | 163 |
| Table 10. Effects of body mass (<i>BM</i>), sex and population (<i>pop</i>) on the timing of dispersal since capture (<i>TDc</i>). | 179 |
| Table 11. Effects of population (<i>pop</i>) and date of capture (<i>Dc</i>) on the body mass (<i>BM</i>) of juvenile hares at time of capture. | 182 |

Préambule

*"Tout bien considéré, il y a deux sortes d'hommes dans le monde :
ceux qui restent chez eux, et les autres."*

(Rudyard Kipling)

Il est un fait irréfutable : le nombre d'individu composant une population n'est pas constant. Il suffit, pour s'en rendre compte, de regarder l'effectif de la population humaine qui, en l'espace d'un siècle, a augmenté de près de 380 % (de 1,790 milliard en 1900 à 6,793 milliard au 1^{er} janvier 2010, source : *Estimation de la population mondiale par le Bureau de recensement des États-Unis*). Les démographes se sont très vite intéressés à ces variations d'effectifs. Les raisons de cet intérêt sont simples : l'explosion démographique humaine n'est pas sans conséquences sur l'exploitation des ressources naturelles ; leur consommation effrénée, sans doute beaucoup plus rapide que leur taux de renouvellement, peut être la principale cause de dégradation de l'environnement, de la disparition d'espèces, et à terme de la disparition de l'espèce humaine faute de ressources suffisamment disponibles. **L'enjeu est donc sociétal. Il est devenu crucial de mesurer ces variations d'effectifs, de comprendre les mécanismes responsables de ces variations afin de prédire les conséquences d'un tel accroissement démographique sur la persistance de la population humaine.**

Les variations de taille d'une population sont liées à la vitesse respective de processus d'adjonction d'individus dans la population **_flux entrants_** et de processus de soustraction **_flux sortants_** qui caractérisent à tout moment donné le **taux d'accroissement démographique**. Dans le cas de la population humaine, le rapport annuel est largement positif, de l'ordre de 1.14% en 2006 (source : publication of the World Factbook, Central Intelligence Agency, 2006). Avec un tel accroissement démographique, les projections envisagent une population mondiale d'effectif avoisinant les 9 milliards peu avant 2050, soit environ 1.7 ha par habitant si l'on considère la surface disponible en terre ferme sur la planète ! Imaginons bien la situation dans le cas d'une répartition homogène des individus dans l'espace : tous les 130m, la

probabilité de rencontrer un voisin serait quasi égale à un en n'importe quel point de la terre. Que se passerait-il alors ? Quelles seraient les conséquences d'une telle densité sur la consommation des ressources ? Sur l'économie mondiale ? Sur la transmission des maladies ? Sur le risque d'éclatement de conflits ? y-aurait-il suffisamment de nourriture, de travail pour satisfaire les besoins de tous ? Pour résumer, la **capacité limite d'accueil** de notre planète, *i.e.* la quantité de ressource disponible par tête, serait largement atteinte. Certains *scenarii*, inquiétants, ont amené des scientifiques à envisager l'exil d'une fraction de la population humaine et la **colonisation** d'une autre planète telle que Mars (Gustafson *et al.* 2003). Science fiction ou réalité importe peu, là n'est pas le sujet de ce travail. **Remarquons cependant qu'ici, l'exil est envisagé comme solution palliative à une pénurie de ressources liée à la saturation de notre planète.**

Nous avons introduit dans le paragraphe précédent les notions de **flux entrants** et de **flux sortants** afin d'expliquer les variations d'effectifs observées dans les populations. Dans le cas de la population humaine, l'excédent d'individus entrant est lié à une valeur élevée du **taux de natalité**, faiblement compensé par le **taux de mortalité**. Les causes de ce phénomène ont très vite été identifiées. Les progrès sanitaires et de la médecine durant le siècle dernier ont largement contribué à augmenter l'espérance de vie chez l'homme. Les taux de natalité (aussi appelé **recrutement** dans le jargon de l'Ecologie des populations) et de mortalité, constituent des parts respectives importantes des flux entrants et sortants d'une population. Ils ne constituent cependant seulement des parts. Nous venons de voir qu'une manière de répondre à un accroissement démographique et à la dégradation de l'environnement qui lui serait associée serait l'exil. L'exil constitue la part alternative des flux sortants d'une population. De manière générale, l'**émigration** et l'**immigration** vont alimenter respectivement, conjointement avec la natalité et la mortalité, les flux sortants et les flux entrants d'une population.

Par cet exemple relativement simple, nous comprenons facilement que des variations d'abondance des populations peuvent être en partie liées à des mouvements d'individus. Si, dans notre exemple, une augmentation locale de la population (sur Terre) induit un phénomène de migration vers des habitats disponibles (Mars), nous constatons qu'en retour, le phénomène de migration aura un impact sur les effectifs des populations locales par le simple jeu de soustraction et d'adjonction d'individus. Tous les mouvements n'entraînent cependant pas des variations d'effectif. A l'échelle de notre planète, le mouvement des individus d'un pays à l'autre n'entraînera pas de variation d'effectif dans la population mondiale. A l'inverse l'exil d'une

fraction des individus vers la planète Mars aura pour conséquence une diminution de l'effectif de la population locale sur terre, si tant est que la durée de l'exil est suffisamment courte pour que les taux de natalité et de mortalité puissent être considérés constants durant ce laps de temps. La conséquence des mouvements sur la redistribution des effectifs entre deux populations connectées par la migration est donc observée à l'échelle d'une super-population (appelée plus tard « **métapopulation** » ; Chapitre 1) constituée de la Terre **et** de Mars. Les variations d'effectifs seront, quant à elles, observées à l'échelle spatiale de la **population locale** sur Terre **ou** sur Mars. Pour l'Ecologie des populations, ces définitions auront une importance capitale car elles lui donneront l'échelle spatiale de travail, c'est-à-dire la référence à laquelle il observera et quantifiera le processus démographique d'intérêt.

Revenons maintenant aux causes qui expliqueraient l'exil d'une partie de la population humaine. Nous avons cité la pénurie de ressource liée à un rapport élevé habitants/ressources disponibles sur Terre. C'est une cause parmi tant d'autres et nous pourrions tout aussi bien citer l'émergence d'une maladie fortement délétère dont la transmission serait facilitée par la proximité des individus. Le fait est que, dans les deux situations, l'exil est envisagé comme issue de secours à des conditions défavorables et une augmentation du **risque d'extinction** de la population humaine sur Terre. La stratégie de l'exil est donc double : échapper aux conditions défavorables du moment et **étaler le risque d'extinction** en recolonisant un nouvel environnement. Même si cela peut paraître d'une évidence absurde pour le lecteur, il est important de préciser que la colonisation ne sera effective que si les émigrants survivent pendant l'exil et sont à même de se reproduire dans leur nouvel environnement ! Dans notre exemple, il faudra sans doute de nombreuses tentatives avant que la colonisation de Mars soit effective, car le périple s'annonce plutôt périlleux. Il y a de fortes chances aussi que l'exil concerne surtout les jeunes et très peu les adultes, **car les jeunes auront plus de chance de perpétuer des descendants que les plus âgés.**

Ce type de migration étroitement liée à la persistance des populations *via* la redistribution des individus reproducteurs dans l'espace est ce que l'on nomme en Ecologie la **dispersion**. Le travail qui suit va s'intéresser à ce processus comportemental dans le contexte particulier des populations exploitées, en utilisant comme modèle biologique le lièvre d'Europe *Lepus europaeus*. Les intérêts de ce modèle sont ici multiples, fondamentaux et appliqués. De par son statut d'espèce déclinante et de gibier de chasse (Marboutin *et al.* 2003; Smith *et al.* 2004;

Smith *et al.* 2005a), il devient nécessaire de définir les modalités de gestion des populations de lièvre d'Europe et de leur prélèvement en définissant sur le terrain des unités cynégétiques cohérentes. Ceci ne sera envisageable que par la compréhension des mécanismes régulant leurs populations et dans ce contexte, la dispersion, peut constituer **un moteur important des fluctuations d'abondance observées chez le lièvre d'Europe**. A terme, la connaissance du processus de dispersion chez le lièvre d'Europe a un donc un **objectif appliqué**. Cependant, avant d'envisager les conséquences démographiques de la dispersion chez cette espèce, il est nécessaire de décrire ce comportement, d'en identifier les causes, et de déterminer les facteurs modulant sa réussite. Etant donnée la quantité de travail qu'une étude complète des causes et conséquences de la dispersion chez le lièvre d'Europe pourrait représenter, nous nous concentrerons, dans le cadre de cette thèse, exclusivement sur l'aspect comportemental de la dispersion chez cette espèce en négligeant volontairement ses conséquences démographiques. Nous devons ainsi replacer la dispersion du lièvre d'Europe dans le contexte **fondamental** de l'Ecologie comportementale.

Chapitre 1

Introduction générale

1. Terminologie et concepts

1.1 Mouvements, migrations, dispersion : la panacée des définitions

Dans le préambule de cette thèse, nous avons introduit les termes « mouvements », « migration », et « dispersion ». Il est curieux de voir à quel point ces termes peuvent référer à un même phénomène tout comme à des processus bien différents selon les disciplines. Le terme « **mouvement** » est sans doute celui qui présente la plus grande souplesse dans sa définition. Il renvoie tout aussi bien à la plus petite quantité de mouvement que serait le pas de l'animal, qu'à son déplacement temporaire ou permanent dans son environnement. Nous parlerons donc de mouvements dans des disciplines bien différentes que sont la Cinématique, l'Anatomie, la Physique, l'Ethologie et l'Ecologie du comportement, ou encore l'Ecologie des populations.

Le terme « **migration** » possède quant à lui une définition apparemment beaucoup plus restrictive. Il ne s'agit là pourtant que d'une apparence. Par « migration » nous pensons instantanément aux mouvements saisonniers des oiseaux entre différentes régions ou sites et, dans ce contexte, il désigne le mouvement de la population dans son entier (Stenseth & Lidicker 1992a). En dynamique des populations, le mot « migration » prend une définition sensiblement différente car il intègre à la fois les mouvements d'émigration et d'immigration (Hanski 1999). L'objet de l'étude devient le **mouvement d'individus potentiellement reproducteurs** depuis leur population d'origine vers la population colonisée, dans un ensemble que l'on nomme **métapopulation**, c'est-à-dire un groupe de populations locales connectées par les phénomènes de migration (Levins 1970; Hanski & Gilpin 1997; Hanski 1999). C'est cette dernière définition que nous adopterons dans le cadre de ce travail lorsque nous utiliserons le terme « migration ».

La **dispersion** renvoie à ces derniers phénomènes de migration en ajoutant une dimension sociale à la définition précédente. Nous distinguons la **dispersion natale** (ou dispersion de naissance) et la **dispersion de reproduction**¹ (Stenseth & Lidicker 1992a; Clobert

¹ Dans le cadre de ce travail, nous nous intéresserons essentiellement à la dispersion natale. Nous utiliserons le terme dispersion lorsqu'il ne sera pas utile de faire la distinction entre les deux types de mouvements. Lorsqu'il s'agira spécifiquement de dispersion de reproduction, nous le préciserons.

et al. 2001; Bowler & Benton 2005). *Sensu stricto*, la dispersion natale concerne le **mouvement permanent du jeune depuis son site de naissance ou groupe social de naissance vers le site ou groupe social où il va se reproduire ou tenter de se reproduire pour la première fois** (Howard 1960). A cette définition est venue s'ajouter 20 ans plus tard celle de Greenwood (1980), qui elle concernera aussi les individus adultes et **les mouvements entre sites de reproduction successifs**. Il est important ici de noter que ces deux types de mouvements ont pour caractéristique commune un événement de reproduction impliquant un flux de gènes entre groupes sociaux et populations, ce qui les distingue clairement des migrations saisonnières citées précédemment.

Nous constatons ici que les termes migration (*sensu* le mouvement d'individus reproducteurs entre populations) et dispersion renvoient à des échelles spatiales bien différentes. De manière générale, le terme migration sera plus approprié lorsque nous nous référerons à la métapopulation et à des mouvements entre populations locales, alors que le terme dispersion aura pour échelle de référence le site de naissance ou le groupe social de l'individu. Ces deux définitions ne seront néanmoins pas exclusives : un individu dispersant est un émigrant potentiel de la population locale d'origine. Un émigrant est inévitablement un dispersant.

1.2 Dispersion/philopatrie, une dichotomie discutée

Si l'on s'en tient aux définitions précédentes, un corollaire immédiat à l'existence d'individus dispersants, est l'existence d'individus non-dispersants, c'est-à-dire s'installant de manière permanente dans le site de naissance. Le terme utilisé pour définir le caractère sédentaire de ces individus est « **philopatrie** ». Etymologiquement ce nom provient du grec *philos*, signifiant « aimer », et *patria*, signifiant « pays du père ». La philopatrie est donc la tendance de certains individus à rester ou à revenir à l'endroit où ils sont nés. Cette simple définition accentue l'idée que la dispersion présente avant tout une dimension **sociale**.

La classification des individus en « dispersants » ou « philopatriques », implique *ipso facto*, une définition claire de l'un ou son contraire. Bien que cette approche binaire puisse paraître simple, il est peu probable compte tenu de la variabilité des comportements observés chez l'animal, qu'un individu puisse clairement être assigné à l'un ou l'autre groupe (Doerr & Doerr 2005). Il est facile d'envisager par exemple des stratégies comportementales intermédiaires où

l'individu quitte temporairement son site d'origine, mais revient tôt ou tard à son point de départ (e.g. chez les micromammifères rongeurs du genre *Microtus* (McShea 1990; McShea & Madison 1992), chez l'écureuil volant *Pteromys volans* L. (Selonen & Hanski 2006), chez le lièvre d'Europe (Bray *et al.* 2007) ou encore chez les grands mammifères tels que le chevreuil *Capreolus capreolus* (Richard *et al.* 2008; Van Moorter *et al.* 2008) ou le sanglier *Sus scrofa* (Keuling *et al.* 2008b)).

De manière générale, il existe une zone frontière entre les deux grands types de mouvements où la confusion entre dispersion et philopatrie semble assez forte (Stenseth & Lidicker 1992a). La première source de confusion est l'échelle temporelle à laquelle le processus comportemental est observé. A titre d'exemple, un individu suivi pendant un court laps de temps aura très peu de chance d'être observé comme dispersant. Si maintenant le temps d'observation grandit, cet individu considéré comme philopatrique pourra devenir dispersant. Chez certaines espèces montrant une dérive de leur domaine vital² au cours du temps, comme chez les rongeurs du genre *Microtus* (McShea & Madison 1992), le mouvement observé pourra être interprété comme de la dispersion si la durée de l'observation excède largement celle utilisée pour définir le domaine vital. **La définition de l'échelle temporelle nécessaire à l'assignation d'un individu à un type dispersant ou philopatrique dépendra fortement de l'histoire de vie de l'espèce considérée.**

La seconde source de confusion provient de l'échelle spatiale à laquelle on se place. La définition de la dispersion implique une autre définition qui est celle du site de naissance : s'agit-il de la simple coordonnée cartésienne ? Du domaine vital des parents ? Du groupe social incluant le domaine vital des parents et des individus apparentés ? De la population locale où l'individu est né ? Ces quelques exemples illustrent assez bien le fait que les termes philopatrie/dispersion peuvent revêtir bien des sens, qu'il faudra au préalable **clairement définir selon les objectifs de notre étude** (Chapitre 3 & 4). Chez les espèces nicheuses et nidicoles, la localisation, *in natura*, du site de naissance du jeune sera facilitée par le temps de résidence de ce dernier dans le nid ou à proximité du parent ; la localisation du site de naissance se résumera alors à la localisation du nid, l'échelle spatiale de la philopatrie pourra être donnée par le domaine vital du parent. Pour les autres espèces, il ne sera pas toujours facile de localiser

² Le domaine vital est un concept souvent discuté en Ecologie (Burt 1943, Moorcroft 2008). Dans le cadre de ce travail, nous adopterons la définition suivante : Le domaine vital sera l'aire où l'animal vit ordinairement, en dehors de toute migration ou déplacement occasionnel important, dans lequel il trouve la ressource locale nécessaire à sa survie et à sa reproduction.

avec certitude le site de naissance sans l'observation de la mise bas/éclosion, et nous n'aurons pas toujours accès au domaine vital des parents, car ces derniers ne seront pas toujours identifiables.

1.3 Valeur sélective et aptitude phénotypique

Depuis *l'Origine des espèces* de Charles Darwin (1859), les biologistes se posent les questions de l'évolution naturelle des caractères, *i.e.* des traits phénotypiques, dans les populations, de leur fréquence et de leur sélection. Les travaux conjoints de Mendel (1865) et de Fisher (Fisher 1930) ont permis de poser les bases génétiques de l'expression de ces traits et de leur évolution dans les populations *via* l'action combinée des phénomènes de mutation et des processus de sélection. Il fallut cependant attendre les années 50 et l'avènement de l'Ecologie comportementale pour voir se développer les idées selon lesquelles **les phénotypes comportementaux observés en milieu naturel pouvaient aussi résulter des processus de sélection** (Tinbergen 1951).

Dans ce contexte, le comportement, s'il est la cible de la sélection naturelle, peut être vu comme une stratégie (Dobzhansky 1973) : il doit permettre à l'individu d'être « performant » c'est à dire de transmettre ses gènes aux générations suivantes ou de les perpétuer. Pour faire simple, le comportement réalisé doit « permettre à l'individu ainsi qu'à tout individu apparenté possédant des gènes en commun, de survivre et de se reproduire avec succès, c'est-à-dire produire des descendants viables et non stériles porteurs de ces mêmes gènes ».

La notion de valeur sélective est un concept clé en génétique des populations mesurant le degré de sélection exercé sur un génotype³. Elle est appréciée de manière relative par la variation en fréquence de ce génotype entre deux générations successives au sein d'une population. L'aptitude (*fitness*) est l'analogue de la valeur sélective d'un génotype appliquée à un trait phénotypique tel que le comportement ou à un individu. Elle mesure la « performance relative⁴ » du trait dans une population sous certaines pressions de sélection.

³ Par génotype nous entendons allèle (ou combinaison d'allèles) du (ou des) *locus(i)* codant pour un (des) caractère(s) de l'individu (incluant le comportement).

⁴ La notion « relative » de l'aptitude à une population donnée a une importance capitale. Nous verrons à travers un exemple illustré dans cette thèse (Chapitre 4, article 3), combien il est difficile de conclure sur la

L'aptitude d'un individu, précisément **l'aptitude inclusive** (*inclusive fitness*) peut se décomposer en deux éléments : **l'aptitude directe** représentée par l'ensemble des copies de ses gènes portées par sa descendance directe, et **l'aptitude indirecte**, c'est-à-dire l'ensemble des copies des gènes qu'il porte en commun avec les individus qui lui sont apparentés et non issus de sa descendance directe (Hamilton 1964; Hamilton 1970). Ces deux notions tiennent une place capitale dans l'évolution des comportements sociaux.

1.4 La dispersion : élément clé de l'Ecologie évolutive des populations

De par son lien étroit avec le flux de gènes entre les groupes sociaux voire entre les populations (Levins & Mac Arthur 1966; Gadgil 1971; Hanski & Gilpin 1997; Hanski 1999; Clobert *et al.* 2001), il est facile de cerner l'importance que revêt le comportement de dispersion dans l'évolution des populations. Les généticiens des populations sont d'ailleurs les premiers à souligner l'influence ce type de mouvement dans la **structuration génétique** et le **changement de fréquence** des gènes dans les populations et donc dans l'évolution des populations (Wright 1932). Mais ce sont surtout les dynamiciens des populations qui vont révéler l'importance de ce type de comportement dans l'évolution et la dynamique des populations (Levins & Mac Arthur 1966; Levins 1970; Gadgil 1971; Van Valen 1971). Ces derniers remarquent le caractère fluctuant de l'abondance des populations et s'intéressent à la persistance à long terme de la métapopulation. L'idée majeure est que par le simple jeu du hasard des processus démographiques (diminution du taux de fécondité, de la survie, *etc.*) et environnementaux (climat excessivement rigoureux, catastrophe naturelle, *etc.*), toute population encoure tôt ou tard un **risque d'extinction élevé** (Levins 1970). Dès lors, la dispersion est vue comme un mécanisme étroitement impliqué dans la **régulation des populations** (Pulliam 1988; McPeck & Holt 1992; Dieffendorfer 1998) et la **modulation du risque d'extinction locale** (Brown & Kodric-Brown 1977). Parallèlement, l'idée naît aussi que la dispersion puisse avoir des conséquences importantes dans la persistance des populations *via* le **tamponnement de la dépression de**

« performance » des individus lorsque ceux-ci sont issus de populations différentes, donc essentiellement soumis à des pressions de sélection différentes.

consanguinité (Bengtsson 1978; May 1979; Gandon 1999). Le mieux étant aussi l'ennemi du bien, une augmentation des échanges entre populations locales peut avoir des conséquences désastreuses sur la persistance de la métapopulation en synchronisant par exemple les dynamiques locales et augmentant ainsi la probabilité que toutes les populations locales s'éteignent simultanément (Heino *et al.* 1997).

2. Approche « écologique » de la dispersion

2.1 Vers la spirale inéluctable de l'extinction ?

Comme nous l'avons déjà suggéré dans la section précédente, toute population devrait avoir la possibilité de s'éteindre par le simple jeu de la **stochasticité environnementale ou démographique**, c'est-à-dire de **phénomènes aléatoires affectant la qualité de l'environnement ou les paramètres démographiques d'une population**. Pour asseoir l'existence de tel phénomènes « aléatoires » il suffit de se référer aux grandes crises du Crétacé tertiaire qui ont précédé l'extinction de grands groupes taxonomiques à travers la planète et notamment les dinosaures (Raup 1994). Puisque de tels phénomènes sont possibles à l'échelle planétaire, ce genre de situation est facilement envisageable à des échelles locales et plus petites telles que la population.

Si, tôt ou tard, toute population doit s'éteindre, alors pourquoi n'observons-nous pas plus souvent de disparition d'espèces ? Pourquoi, aussi, des populations soumises à des conditions environnementales drastiques ne s'éteignent pas totalement lorsque que les taux de fécondité locale sont loin de compenser un fort taux de mortalité ? Ces observations ont rapidement interrogé les dynamiciens des populations et les biologistes de l'évolution quant aux processus permettant aux populations d'échapper à un risque d'extinction locale élevé et aux mécanismes impliqués dans la régulation et la persistance de la métapopulation à long terme (Brown & Kodric-Brown 1977; Dias 1996; Hanski & Gilpin 1997; Amarasekare 1998). Et dans ce cadre, en environnement stochastique, la dispersion semble jouer un rôle évident. En dispersant sa progéniture dans plusieurs populations, le parent « réduit le risque » que tous ses descendants disparaissent, si bien évidemment toutes les populations n'encourent pas le même risque d'extinction au même moment. La dispersion est alors une stratégie de type « *bet-hedging* », c'est à dire ni plus ni moins qu'un pari sur la survie de la descendance (Venable & Brown 1988). D'un autre côté, *via* le processus de colonisation, la dispersion réduit le risque qu'une population locale s'éteigne sous l'effet de la stochasticité environnementale ou démographique (effet secours, « *rescue effect* » (Brown & Kodric-Brown 1977)), et participe ainsi à la régulation globale du système métapopulationnel (Pulliam 1988; Hanski 1999).

De ces deux points de vue, plusieurs modèles expliquant l'évolution de la dispersion ont vu le jour. Certains s'intéressent à l'influence d'une variation spatiale et temporelle des conditions environnementales dans l'évolution d'une dispersion indépendante des conditions locales et ses conséquences sur le risque d'extinction (Gadgil 1971; Holt 1985; Hanski & Thomas 1994; Travis & Dytham 1999). D'autres s'intéressent aux conséquences d'une variation des taux de dispersion dans la régulation des populations et la persistance de la métapopulation en environnement stochastique (McPeck & Holt 1992; Travis & Dytham 1999; Travis *et al.* 1999; Heino & Hanski 2001). De manière générale, il émerge de ces travaux **qu'une plus grande variabilité de l'environnement à la fois dans le temps et dans l'espace sélectionnerait pour un plus grand taux de dispersion indépendamment des conditions locales rencontrées** (Gadgil 1971; Comins *et al.* 1980; McPeck & Holt 1992; Johst & Brandl 1997). Plutôt que de présenter une liste exhaustive de ces modèles et de leurs hypothèses sous-jacentes, nous nous contenterons de donner ici un raisonnement qui permettrait d'aboutir à ce genre de conclusions.

2.2 Le « paradoxe du paradigme » source-puits

Parmi les modèles développés pour expliquer les mécanismes de régulation des populations structurées⁵ par les phénomènes de dispersion, les **systèmes source-puits** sont certainement ceux qui ont suscité le plus grand intérêt et de nombreux débats (Pulliam 1988; Anderson 1989; McPeck & Holt 1992; Holt 1996; Holt 1997; Dieffendorfer 1998). L'approche de ces modèles est simple : une population locale appelée population source présente un **taux d'accroissement positif** et donc produit des individus en excès, tandis qu'une autre, dite population puits, présente un **bilan démographique déficitaire**. Ces différences locales reposent sur une variation spatiale de la qualité de l'environnement. Dans ce contexte, le système est évolutivement stable si les populations puits reçoivent depuis la population source une fraction importante d'immigrants les préservant ainsi d'une extinction locale. L'émigration depuis la population source permet l'épuration nécessaire des individus excédentaires que ne

⁵ Par populations structurées, nous entendons populations locales, isolées spatialement les unes des autres, mais connectées dans un ensemble qu'est la métapopulation, par les phénomènes de migration.

pourrait supporter l'habitat (Pulliam 1988). Un tel système n'est cependant pas réaliste si on considère la dispersion comme stratégie évolutivement adaptative. Un taux d'accroissement positif dans la population source est sans doute le reflet d'une bonne qualité d'habitat contrairement aux populations puits. Autrement dit, l'aptitude des individus philopatrics dans la population source est probablement supérieure à l'aptitude des individus se dispersant vers les populations puits. Si la dispersion est une stratégie évolutivement avantageuse, nous devrions nous attendre à ce que les individus se distribuent dans les populations de manière idéale et libre (Fretwell & Lucas 1969), c'est-à-dire de sorte à égaliser les aptitudes à travers les habitats de qualité différente. Sous cette hypothèse, nous devrions donc observer le mécanisme inverse, c'est-à-dire un flux d'individu plus important depuis les populations puits de mauvaise qualité vers la population source où la qualité de l'habitat est meilleure. Ce paradoxe a amené certains chercheurs à penser que la dispersion ne pouvait être évolutivement avantageuse et qu'elle serait voire même contre-sélectionnée à la faveur de la stratégie philopatric (« *resident fitness hypothesis* » (Anderson 1989)). D'autres ont envisagé que la dispersion dépendait avant tout de la capacité d'accueil⁶ de l'habitat (hypothèse de la dispersion balancée « *balanced dispersal hypothesis* » (Dieffendorfer 1998)) et qu'il existait sans doute un continuum entre dynamique locale de type source et celles de type puits. **De manière générale, le paradoxe du système source-puits souligne que la variabilité spatiale de l'environnement est insuffisante pour promouvoir l'évolution d'une dispersion si celle-ci n'est pas dépendante des conditions locales** (McPeck & Holt 1992).

2.3 Stochasticité et condition-dépendance à la rescousse de modèles bien trop « caricaturaux » ?

Les premiers modèles de régulation des populations de type source-puits étaient en fait bien trop simplistes et présentaient des hypothèses de base assez peu réalistes. Un des grands défauts de ces modèles étaient qu'ils ne **prenaient pas en compte la variabilité temporelle de**

⁶ La capacité d'accueil (ou capacité de charge) est un concept théorique ; il désigne la taille maximale d'une population que peut supporter un environnement donné. Il n'est pas synonyme de densité. La capacité d'accueil est une mesure relative à un environnement donné. La densité est une mesure absolue.

la qualité de l'environnement et considéraient souvent la dispersion comme **indépendante des conditions locales**.

Les dynamiques cycliques chez les rongeurs *Microtinae* ont intrigué très tôt et intriguent toujours autant les Ecologistes des populations (Boonstra & Krebs 1977; Stenseth & Lidicker 1992b; Korpimäki & Krebs 1996; Lambin *et al.* 2000; Ims *et al.* 2008). Ces animaux sont en effet connus pour leur capacité à coloniser un milieu rapidement jusqu'à épuisement de la ressource locale. Leur dynamique est caractérisée par un accroissement important de la taille de la population jusqu'à la capacité limite d'accueil de l'habitat suivi d'une décroissance démographique locale. Ce phénomène est renforcé et tend vers le crash si la dispersion est frustrée (Boonstra & Krebs 1977), atténué s'il existe à proximité de la population des habitats libres agissant comme puits (Beacham 1980; Beacham 1981). Ces observations amènent aux constats suivants : (i) la dynamique, notamment l'accroissement démographique, sont liés à la qualité de l'habitat, mais cette qualité peut être en partie altérée par la population l'exploitant, entraînant irrémédiablement une variation temporelle de la qualité de l'habitat et derechef de l'aptitude des individus philopatriques dans cet habitat ; (ii) une entrave à la dispersion, et l'isolement de la population augmente le risque d'extinction locale ; (iii) une hétérogénéité spatiale de l'habitat peut permettre la régulation des effectifs des populations locales. Le premier constat suggère que **la variabilité temporelle de l'habitat devrait favoriser la dispersion si celle-ci est dépendante des conditions locales**, la stratégie avantageuse étant celle permettant à l'individu de « fuir » les conditions défavorables liées à la dégradation de l'habitat au cours du temps. Mais les deux autres observations suggèrent aussi que **la dispersion serait avantageuse s'il existe, ailleurs, des habitats favorables disponibles et donc si l'environnement est spatialement hétérogène** (*e.g.* Travis & Dytham 2002, pour un modèle théorique).

Les preuves empiriques montrant l'existence de relations étroites entre densités et taux de dispersion ne sont pas rares (voir Matthysen 2005, pour une revue chez les mammifères et les oiseaux). Les plus décrites et argumentées sont sans doute celles impliquant des taux de dispersion positivement liés à la densité (dispersion PLD, Positivement Liée à la Densité). Dans ce cadre, la dispersion est positivement liée à l'accroissement démographique et le système source-puits devient alors évolutivement compatible avec la dispersion. Les causes invoquées pour expliquer l'évolution de la dispersion PLD sont alors l'augmentation du niveau de compétition intra-spécifique avec la densité (effets directs de la densité : compétitions par interférence et/ou effets de la densité sur la disponibilité des ressources par têtes : compétitions

par exploitation). Cette relation peut être attendue chez les espèces territoriales avec une forte hiérarchie sociale, où l'augmentation des compétitions et la diminution des ressources disponibles par tête, inciteraient les individus les plus dominants à « expulser » les individus les moins compétitifs (hypothèse de la subordination sociale « *social subordination hypothesis* » (Gaines & McClenaghan 1980)).

Toutefois, le paradoxe des systèmes source-puits semble ressurgir lorsque la dispersion devient négativement dépendante de la densité (dispersion NLD, Négativement Liée à la Densité). Les preuves empiriques ne sont pas rares là encore, notamment chez les micromammifères, mais les causes invoquées pour expliquer la dispersion des individus à faible densité sont plus discutées car le mécanisme à l'origine d'une augmentation des taux de dispersion n'est pas toujours clairement identifié (Lambin *et al.* 2001). Les taux de dispersion pourraient être alors négativement reliés à la capacité d'accueil de l'habitat (« *balanced dispersal hypothesis* », (Doncaster *et al.* 1997; Dieffendorfer 1998)) plutôt qu'à la densité *sensu stricto*, une faible densité suggérant peut être une petite capacité d'accueil de l'habitat. Aussi, un coût élevé de la dispersion à forte densité, notamment du à l'augmentation du nombre de confrontations avec les individus résidents durant le mouvement (Hestbeck 1982), à une augmentation des taux de prédation ou encore à l'incapacité des dispersants à trouver des habitats disponibles ou des partenaires, pourraient aussi sélectionner pour des plus petits taux de dispersion à forte densité (*e.g.* chez le rat kangourou *Dipodomys vulgaris* (Jones *et al.* 1988), chez les *Microtinae* (Gundersen *et al.* 2002)).

3. Des conflits sociaux et familiaux à l'origine évolutive de la dispersion

3.1 Lorsque l'histoire et les autres s'en mêlent

Jusqu'à présent nous avons surtout vu la dispersion comme une réponse évolutive aux **variations spatio-temporelles de l'environnement**. Cependant les raisons qui peuvent expliquer l'évolution de la dispersion ne peuvent être réduites à la simple stochasticité environnementale ou démographique. Elle ne peut notamment pas expliquer les biais sexuels systématiques des taux de dispersion rencontrés chez les mammifères et les oiseaux quelles que soient les conditions environnementales (Greenwood 1980; Johnson & Gaines 1990) ou le fait que les mouvements de dispersion concernent plus souvent les individus juvéniles que les adultes. De manière générale, l'approche « écologique » de l'évolution de la dispersion ne tient pas compte de **l'histoire de l'espèce** et du **contexte social de l'individu**.

L'observation de co-variations entre d'autres traits d'histoire de vie de l'espèce, telles que paramètres morphologiques (masse corporelle, dimorphisme sexuel), reproductifs (âge de 1^{ère} reproduction, nombre de portées par saison de reproduction) ou encore comportementaux (soins parentaux, système d'appariement sexuel), et le patron de dispersion (biais sexuel, taux, distances, âge à la dispersion) a très vite attiré l'attention des écologistes du comportement et biologistes de l'évolution (Greenwood 1980; Dobson 1982; Greenwood & Harvey 1982; Perrin & Mazalov 1999; Perrin & Mazalov 2000; Perrin & Goudet 2001). L'approche comparative a permis de dégager certains *scenarii* pouvant expliquer l'évolution de la dispersion à l'échelle comportementale. **Il ressort de ces travaux qu'un fort degré d'apparement entre individus et/ou de compétitions entre individus pour l'accès aux ressources (abris, refuges, sites de nourrissage) et aux partenaires sexuels favoriserait la dispersion** (Lambin *et al.* 2001).

3.2 Conflits parent-enfant et apparentement

Si l'on s'en tient à l'approche évolutive sociobiologique d'Hamilton (1972), l'animal doit se comporter de sorte à maximiser sa descendance directe par la duplication de ses propres gènes mais aussi celle de tous les individus porteurs des copies de ces mêmes gènes. Cette théorie est à la base de l'explication évolutive des comportements altruistes et sociaux (Hamilton 1972).

Les causes évolutives du comportement de dispersion peuvent naître du contexte social dans lequel il apparaît. Quelques temps après sa naissance, ou dès la fin de la période des soins parentaux, le jeune philopatrique, ses frères, ses sœurs ainsi que ses parents se voient dans l'obligation de partager les ressources disponibles telles que nourriture, abris sur le territoire et plus tard partenaires sexuels. La disponibilité des ressources affectant directement l'aptitude des individus en termes de survie et/ou reproduction, un tel partage sera d'autant plus coûteux en aptitude directe pour le jeune ainsi que pour chaque membre de la famille si la ressource devient limitante (Trivers 1974). Rester philopatrique implique donc pour le jeune maintenant mature, une perte d'aptitude directe, c'est-à-dire une diminution des chances de sa propre descendance, mais aussi d'aptitude indirecte portée par les gènes communs qu'il partage avec les membres de sa famille. L'alternative à cette **compétition entre apparentés** est donc que le jeune ou les membres de la famille quittent le lieu de naissance, vi(vent) et s'installe(nt) ailleurs. Notons ici que l'on propose volontairement les deux alternatives à ce dilemme : soit le jeune se disperse, soit les parents se dispersent (Waser *et al.* 1986). L'abondance de preuves empiriques de la dispersion chez le jeune quel que soit le taxon (Wolff 1993; Wolff 1994) tend à favoriser l'idée que le jeune encourt une perte d'aptitude moindre en se dispersant que le parent. L'expérience acquise par les parents, leur familiarité avec le territoire (connaissance des abris pour la mise-bas, des zones refuges contre la prédation ou encore des points d'alimentation) feraient que ces derniers investiraient sans doute bien plus que le jeune dans la dispersion.

3.3 Prohibition naturelle de l'inceste

Nous venons de donner quelques arguments expliquant la valeur sélective probable de la **dispersion natale**. Ces arguments ne donnent cependant toujours pas les raisons pour lesquelles les taux de dispersion sont parfois biaisés en faveur de l'un des deux sexes. Une cause phare dans

l'évolution de la dispersion est **l'évitement de la consanguinité**, c'est-à-dire des reproductions entre individus apparentés (Bengtsson 1978; Perrin & Mazalov 1999; Gandon & Michalakis 2001; Perrin & Goudet 2001). Nous ne détaillerons pas ici les mécanismes génétiques contribuant à la **dépression de consanguinité**, c'est-à-dire la diminution de la valeur sélective d'un génotype dans une population suite à des reproductions consanguines trop fréquentes. Mais, de manière générale, on peut dire qu'une augmentation de la fréquence d'appariements consanguins aura pour conséquence une augmentation dans la descendance de la fréquence d'individus porteurs de gènes homozygotes délétères. Ces gènes, récessifs, sans doute à l'origine contre-sélectionnés, pourront conduire à l'apparition d'un caractère phénotypique anormal et probablement inadapté à l'environnement, à une baisse de fécondité et de survie des individus, et de façon plus générale à une diminution de l'aptitude. L'évitement de la consanguinité apparaît donc déjà comme une force évolutive suffisamment importante pour favoriser la dispersion du jeune (Bengtsson 1978; Waser *et al.* 1986). Mais, pour certains biologistes, **l'évitement de la consanguinité pourrait être aussi à l'origine des biais sexuels observés dans les taux de dispersion** (Wolff 1994). Ceci se comprend aisément puisqu'il suffirait apparemment qu'un seul des deux sexes se disperse pour diminuer le risque d'appariements consanguins. En accord avec cette intuition, certains modèles théoriques montrent que les risques liés à la dépression de consanguinité pourraient être en effet palliés par la dispersion d'un seul et unique sexe (Perrin & Mazalov 2000 ; Perrin & Goudet 2001).

Toutefois, même si l'évitement de la consanguinité semble suffisant pour expliquer l'existence de biais sexuel dans les taux de dispersion, il ne permet pas de prédire à lui seul l'identité du sexe qui se dispersera le plus, ni le fait que la dispersion ne soit pas systématiquement réservée à l'un des deux sexes. Perrin et Goudet (2001) montrent notamment qu'en théorie, si la dispersion répond au seul évitement de la consanguinité, les biais sexuels devraient être extrêmes, la dispersion ne concernant alors quasi exclusivement qu'un seul des deux sexes. **L'abondance de travaux en conditions naturelles montrant que les biais de dispersion sont bien plus modérés que ceux prédits par les modèles théoriques, suggère que d'autres causes évolutives, en sus de l'évitement de la consanguinité, joueraient sans doute un rôle prépondérant dans l'évolution de la dispersion.**

Une sensibilité différente des deux sexes aux coûts liés à la consanguinité a aussi été proposée pour expliquer les biais sexuels observés dans les taux de dispersion (Parker 1979). Dans ce contexte, le sexe dispersant serait celui pour qui les coûts liés aux reproductions

consanguines seraient les plus importants. Ces coûts concerneraient essentiellement le sexe qui investit le plus dans les soins parentaux, donc principalement les femelles dans un système d'appariement de type polygyne, où le mâle ne participe pas à l'élevage des jeunes. Cette hypothèse a cependant bien peu de support empirique étant donné la prépondérance des biais de dispersion mâles observés dans ce système d'appariement. Ce constat amène Waser *et al* (1986) à penser que l'évitement de la consanguinité ne jouerait finalement qu'un rôle marginal dans les biais sexuels de dispersion. Toutefois, un travail théorique de Perrin et Mazalov (2000) montrent qu'**une sensibilité plus forte des femelles aux reproductions consanguines peut tout de même conduire aux biais de dispersion observés en système polygyne si les femelles sont à même de reconnaître les individus qui leur sont apparentés.**

3.4 Compétitions sexuelles et intra-sexuelles

Sans négliger l'évitement de la consanguinité comme cause évolutive probable à l'origine des biais sexuels de dispersion, Greenwood (1980), suggère que l'identité du sexe dispersant résulte simplement de **l'investissement différentiel entre les sexes pour l'accès aux ressources, notamment le territoire**. Ces conclusions suivent ses travaux décrivant la **co-variation entre le système d'appariement et la direction du biais de dispersion**. Chez les oiseaux, où le système d'appariement est le plus souvent de type monogame, le niveau de compétition entre mâles pour l'accès aux ressources du territoire est intense car le choix des mâles par les femelles est basé sur les ressources qu'ils défendent (Emlen & Oring 1977). Dans cette situation, les mâles tireraient bénéfice de l'héritage et de la familiarité avec le site de naissance surtout si celui-ci est de bonne qualité. A l'opposé, dans les systèmes d'appariement de type polygyne comme rencontrés chez les mammifères (*e.g.* chez le cerf élaphe, *Cervus elaphus* (Clutton-Brock 1989)), le mâle défend plusieurs femelles mais investit très peu dans la défense des ressources du territoire, contrairement aux femelles dont le succès reproducteur est plus susceptible à une variation de leur quantité et/ou qualité. En s'appuyant sur le fait que les mâles sont généralement le sexe philopatrique chez les oiseaux, contrairement aux mammifères, Greenwood (1980) propose ainsi que l'intensité des compétitions locales pour l'accès aux ressources du territoire (CLT : Compétition Locale pour le Territoire) déterminerait la direction

du biais sexuel de dispersion, le sexe philopatricque étant celui dont le succès reproducteur serait le plus affecté par la disponibilité des ressources.

A partir de ces mêmes observations, Moore et Ali (1984) considèrent alors que **l'évitement de la consanguinité n'a peu, voire pas d'influence sur le biais sexuel de dispersion et sa direction puisque les CLT entre sexes suffisent à les expliquer**. Moins exclusif, Dobson (1982) propose que les patrons de dispersion observés puissent avoir des causes multiples dont l'une d'elles, prépondérante, reposerait dans les contraintes liées à l'accès aux partenaires sexuels selon le système d'appariement. Pour étayer son argument, il remarque que les biais de dispersion mâles ne sont jamais rencontrés chez les espèces monogames, tout en soulignant que chez ces dernières, les CLT concernent les deux sexes et sont aussi synonymes pour les mâles de compétitions locales pour l'accès aux femelles (CLR : Compétition Locale pour la Reproduction), tandis que chez les espèces polygynes, la nature des compétitions affectant chacun des deux sexes diffère sensiblement, CLT pour les femelles, CLR pour les mâles. Par ailleurs, en prenant soin de noter que l'intensité des CLR devrait être plus forte entre mâles que ne le sont les CLT entre les femelles⁷, Dobson (1982) en déduit que **les biais de dispersion mâle observés chez les mammifères sont principalement liés aux CLR et non aux CLT** comme le laissait penser Greenwood. Ces arguments sont corroborés plus tard de manière théorique par Perrin et Mazalov (2000), qui montrent aussi que l'évitement de la consanguinité, sans être un prérequis exclusif aux biais de dispersion, pourrait avoir une forte incidence sur l'intensité du biais de dispersion en amplifiant ce dernier.

Evitement de la consanguinité, CLR ou CLT, aucune des différentes causes ne semble totalement se substituer aux autres et il apparaît ici que des patrons de dispersion similaires peuvent être expliqués par des causes évolutives bien différentes. Toutefois, il semble⁸ établi que **l'évitement de la consanguinité serait la cause principale du biais sexuel de dispersion, tandis que l'asymétrie entre les sexes dans les CLT et les CLR, déterminerait la direction du biais de dispersion** (Lambin *et al.* 2001).

⁷ Cette affirmation découle du fait que les femelles doivent allouer plus de temps et d'énergie (gestation, soins parentaux) qu'un mâle pour un unique acte de reproduction. De fait, l'aptitude des mâles serait essentiellement limitée par le nombre de femelles disponibles, alors que l'aptitude des femelles le serait plus par la qualité des ressources et la vitesse d'assimilation de ces dernières que par leurs disponibilité et quantité.

⁸ Le lecteur notera l'utilisation précieuse du verbe « sembler »...

4. Dispersion condition-dépendante, plasticité et personnalité

4.1 De l'évolutif au proximal

Traiter les causes de la dispersion d'un point de vue purement évolutif, en termes de coûts et de bénéfices adaptatifs reste très théorique, irréaliste et réducteur. L'approche est **irréaliste** car l'animal ne dispose certainement pas de tout l'arsenal de l'économiste pour évaluer à tout moment les coûts et les bénéfices de ses actions pour les générations futures. D'autre part, l'approche évolutive est **réductrice** dans le sens où elle ne peut expliquer la variabilité des comportements observés : tous les individus ne se dispersent pas et tous ne le font pas de manière identique, au même endroit, au même moment et ce même pour un même sexe. La recherche des **facteurs proximaux**, c'est-à-dire des facteurs immédiats à l'origine de la dispersion, permet d'expliquer l'émergence du comportement à l'**échelle individuelle** et la variabilité de ces comportements à l'échelle **inter-individuelle** (Ims & Hjermann 2001; Cote & Clobert 2007; Cote *et al.* 2010).

4.2 Dispersion condition-dépendante : de nouvelles preuves

L'animal possède tous les outils nécessaires à la réception des *stimuli*, qu'ils soient d'origine externe et portés par l'environnement (changement de lumière, changement de température, humidité ambiante, odeurs, phéromones sécrétées par les congénères, *etc.*) ou interne (taux d'hormones, charge parasitaire, *etc.*). L'intégration combinée de ces facteurs, internes et externes, doit permettre à l'animal d'agir de la façon la plus juste selon les conditions du moment, c'est-à-dire de se comporter de manière à ne pas réduire sa survie ou de ne pas limiter ses chances de se reproduire, autrement dit, de ne pas diminuer son aptitude. Si la dispersion est effectivement avantageuse pour l'individu, nous nous attendons donc à ce qu'elle soit fortement **condition-dépendante** (Ims & Hjermann 2001).

Parce que le mouvement de dispersion est attendu comme énergétiquement coûteux, l'animal doit certainement présenter des prédispositions internes avant de se disperser. Chez les oiseaux ou encore chez les mammifères, les individus en meilleure condition se dispersent plus tôt que ceux en moins bonne condition (*e.g.* chez la mésange nonnette, *Poecile palustris* (Nilsson & Smith 1985)) ou le moment du départ est fortement corrélé à l'acquisition d'une masse corporelle critique (*e.g.* chez l'écureuil de Belding, *Spermophilus beldingi* (Holekamp 1986)). De ces observations, certains auteurs ont proposé que l'acquisition de réserves corporelles en quantité suffisante était un préalable à la dispersion de l'individu (« *threshold body mass hypothesis* » (Nunes & Holekamp 1996)). Malgré ces évidences empiriques, les mécanismes immédiats déclenchant le comportement de dispersion restent fortement débattus. Dans les situations précédentes, on peut légitimement se demander si la simple acquisition d'une certaine quantité de réserves énergétiques est le déclencheur du comportement de dispersion ou s'il existe, en amont, un mécanisme hormonal à l'origine du stockage des réserves corporelles (Nunes *et al.* 1998; Nunes *et al.* 2006). Les preuves étayant l'hypothèse hormonale du déclenchement du comportement ne sont en effet pas rares (*e.g.* chez le lézard vivipare, *lacerta vivipara* (Meylan *et al.* 2002)), mais la distinction de la cause et de l'effet reste cependant toujours difficile compte tenu des nombreux mécanismes de rétro-action endocriniens.

L'étude de ces mécanismes se complexifie d'autant plus que les effets des facteurs externes et internes impliqués dans l'émergence du comportement de dispersion ne sont pas mutuellement exclusifs (Ims & Hjermann 2001). L'environnement direct de l'individu, social et/ou écologique, exerce sur celui-ci des modifications de l'état interne, qui en retour peuvent déclencher le comportement de dispersion. A titre d'exemple, une pénurie locale de la ressource alimentaire, peut entraîner une élévation du taux d'hormones hypothalamo-hypophysaires responsables de la sensation de faim. En même temps, l'augmentation du niveau de compétition intra-spécifique due à la faible disponibilité des ressources, pouvant se traduire par des interactions agressives entre les individus sur les sites de nourrissage, ou encore la présence de prédateurs, élèveront aussi les taux d'hormones corticostéroïdes de l'agressivité et du stress. Ces deux mécanismes ne seront pas exclusifs, car les sécrétions hypothalamo-hypophysaires vont en partie réguler par des voies endocriniennes complexes les sécrétions d'hormone de l'agressivité et de stress (Neveu & Moya 1997). De manière générale la mise en évidence de relations étroites entre les facteurs internes et externes dans le déclenchement du comportement de dispersion

apporte de nouvelles preuves de mécanismes **condition-dépendants** à la base du déclenchement de dispersion.

4.3 La dispersion : un comportement plastique « souple » ou « rigide » ?

L'étude du déterminisme proximal du comportement de dispersion a soulevé d'intenses débats entre les partisans du tout « génétique » et du tout « environnement ». Là encore, il s'avère que l'approche dichotomique soit bien trop réductrice. Une dispersion déterminée génétiquement a été mise en évidence chez les insectes, où les dispersants peuvent être des morphotypes ailés sous contrôle génétique stricte (Roff & Fairbain 2001). Les bases génétiques du comportement de dispersion sont plus rarement décrites chez les vertébrés supérieurs (notons néanmoins chez le macaque rhesus, *Rhesus sp.* que le comportement de dispersion pourrait être lié à un gène codant pour une hormone régulant l'horloge interne (Trefilov *et al.* 2000)). De façon générale, la variabilité intra-spécifique des stratégies de dispersion observée selon les conditions locales, chez les mammifères, les oiseaux ou encore les reptiles, prêterait plus en faveur d'une **plasticité** du comportement de dispersion, c'est-à-dire de sa dépendance aux conditions environnementales, que d'un déterminisme strict.

Cependant, l'hypothèse selon laquelle le moment du départ pourrait être en partie influencé par l'acquisition d'une certaine masse corporelle (Nunes & Holekamp 1996), combinée à l'observation que des individus plus lourds se dispersent plus tôt que des individus plus petits soulignent l'importance des **traits phénotypiques** dans le comportement de dispersion (Nilsson & Smith 1985). Puisque les traits individuels sont des expressions partielles du génome, on ne peut donc réfuter totalement un déterminisme génétique strict dans la dispersion. La relation étroite entre dispersion **phénotype-dépendante** (donc partiellement « **génétique-dépendante** ») et **condition-dépendante** a été relativement bien décrite chez les lézards à flancs maculés *Uta stansburiana* et le lézard vivipare. Chez ces espèces, polymorphisme de couleur, masse, agressivité et comportement de dispersion sont liés (Sinervo & Clobert 2003; Sinervo *et al.* 2006; Vercken & Clobert 2008). L'observation de ces co-variations entre les traits d'histoire de vie de l'individu a fait naître les idées plus générales que la dispersion serait **personnalité-dépendante** (Cote *et al.* 2010) et que s'il existait une composante génétique dans

la dispersion, elle se traduirait plutôt dans le seuil de réponse de l'individu à une variation des conditions environnementales. De l'ensemble de ces travaux, il ressort que le comportement de dispersion présente une plasticité formidable sans doute à la base de son caractère adaptatif.

5. Economie du comportement de dispersion : le jeu de la stratégie

5.1 Rester philopatrickue, un moindre mal... ?

Depuis le début de cette thèse nous traitons la dispersion comme une stratégie de « fuite » face aux conditions apparemment défavorables du site de naissance et nous avons dressé une liste non-exhaustive des facteurs ultimes et proximaux à la faveur de cette hypothèse. Est-ce que cela signifie pour autant que la stratégie philopatrickue serait plus coûteuse que la dispersion dans ces conditions ? Pas nécessairement. Comme nous l'avons décrit auparavant, les causes ultimes et proximales qui favorisent le départ de l'individu sont sans doute les coûts qu'éprouve l'individu philopatrickue au cours de sa vie. Cependant, tous les individus ne se dispersent pas, et dans cette situation il est important de comprendre la stratégie mise en œuvre par l'individu philopatrickue pour ne pas diminuer son aptitude par rapport à l'individu se dispersant.

Nous avons cité les reproductions consanguines et les compétitions entre apparentés comme coûteuses en termes d'aptitude pour l'individu qui resterait philopatrickue (Bengtsson 1978; Waser *et al.* 1986; Pusey & Wolf 1996; Gandon 1999). La philopatrickue ou la proximité d'apparentés dans l'entourage de l'individu n'entraînent cependant pas que des coûts et l'individu peut dans certaines conditions tirer partie de cette situation. Les parents du jeune ne sont pas éternels et, dans ce contexte, le jeune peut hériter du territoire des parents surtout si ces derniers sont âgés. L'héritage est un bénéfice « gratuit » pour le jeune, car d'une part il tirera avantage de la connaissance du milieu et de la présence de partenaires et, d'autre part, n'aura besoin aucunement de se lancer dans une conquête coûteuse à la recherche de nouveaux partenaires et/ou territoire. Ce phénomène est relativement bien illustré chez le lézard vivipare *Lacerta vivipara* où la dispersion du jeune diminue avec l'âge des parents (Ronce *et al.* 1998).

Une autre stratégie permettant d'éviter les reproductions consanguines tout en restant à proximité de ses parents, ses frères et ses sœurs, est tout simplement « d'aller chercher ailleurs » son partenaire sexuel. Il semble que cette situation « d'excursion » de reproduction ne concerne pas exclusivement les jeunes et qu'elle serait sans doute mise en œuvre chez des espèces très

territoriales, où la perte du territoire serait alors hautement coûteuse. Dans ce contexte deux situations sont envisageables : soit le parent réalise l'excursion de reproduction (*e.g.* chez l'écureuil rouge, *Sicurus vulgaris* (Berteaux & Boutin 2000)), soit le jeune.

La philopatrie présente aussi des avantages pour les espèces coopératives. La présence du jeune sur le territoire parental peut être bénéfique pour ce dernier s'il participe à l'élevage des nouveau-nés et/ou la défense du territoire. En effet dans cette situation le jeune pourrait « récupérer » les pertes d'aptitude directe liées aux compétitions entre apparentés ou reproductions consanguines en augmentant son aptitude indirecte portée par ses frères, ses sœurs et ses parents (*e.g.* chez la marmotte, *Marmota monax* (Allaine 2000))

Tous ces mécanismes visant à réduire les coûts associés à la philopatrie, impliquent cependant nécessairement des mécanismes de reconnaissance des individus apparentés (« *kin recognition* ») (Komdeur & Hatchwell 1999). Les bases de ces mécanismes, que nous ne détaillerons pas ici, peuvent faire intervenir différentes modalités sensorielles, comme l'olfaction, la vision ou l'audition.

5.2 ... ou se disperser à moindre coûts ?

Historiquement, la stratégie de dispersion était souvent vue comme une stratégie de moindre mal adoptée par les individus les plus faibles (Gaines & McClenaghan 1980; Anderson 1989). Cette vision était sans doute alimentée par le fait simple que le dispersant accumulait au cours de sa vie « apparemment » bien plus de coûts que son *alter-ego* philopatrique. Le premier coût était lié à sa condition d'origine, qui apparemment le poussait à partir (subordination sociale, faible potentiel compétiteur) ; son propre mouvement l'exposait ensuite à un second coût, celui d'investir plus dans le déplacement que dans sa propre survie et reproduction (dépenses énergétiques) ; le troisième était le risque qu'il encourait de se mouvoir dans un environnement non familier, jalonné de prédateurs et dans lequel les refuges et les points d'alimentation sont inconnus; enfin, le dernier, était qu'il n'avait pas l'assurance de trouver au moins aussi bien que ce qu'il avait laissé. De fait, à l'échelle de l'individu, très peu d'auteurs envisageaient la dispersion plus avantageuse que la philopatrie (Gaines & McClenaghan 1980, pour une revue); par contre nombreux étaient ceux qui pensaient que les avantages de la dispersion s'exprimaient à l'échelle de l'espèce ou de la population, *via* la promotion des

reproductions entre non-apparentés, la recolonisation de populations en voie d'extinction, ou son implication dans la régulation globale du système métapopulationnel (pour plus d'arguments cf section 2).

De façon générale, une différence de qualité entre les sites d'installation et d'arrivée (Gadgil 1971) ainsi que les risques et les dépenses énergétiques associées à la phase de transit (Hamilton & May 1977) sont couramment avancés pour expliquer de possibles écarts entre les composantes d'aptitude (survie/fécondité) des individus philopatrics et dispersants. Cependant, ces différences ne tournent pas systématiquement en faveur des individus philopatrics. Des quelques travaux comparant les paramètres de survie et/ou de reproduction entre les deux types de comportement, ne se dégage aucune tendance générale concernant la direction des rapports coûts/bénéfices des deux stratégies (*e.g.* Bélíchon *et al.* 1996, pour une revue chez les mammifères et les oiseaux) : celle-ci peut être nulle, tantôt en faveur des individus philopatrics, tantôt en faveur des dispersants. Ces études souffrent cependant de nombreux biais méthodologiques, rendant dès lors difficile l'interprétation et l'extrapolation des résultats (Bélíchon *et al.* 1996). Certaines d'entre elles comparent les paramètres de survie/fécondité des résidents d'un site aux individus immigrants installés sur ce même site, négligeant ainsi l'ensemble des coûts potentiels encourus par les dispersants durant les phases de transit et d'installation. D'autres comparent, dans un même site, la survie des résidents à celles des individus émigrant depuis ce site, avec toute l'incertitude reposant sur le devenir des individus ayant disparu du site.

Malgré tout, et en dépit de ces biais, aucun travail ne fait état d'un quelconque bénéfice acquis par le dispersant durant la phase de transit. Les quelques travaux s'intéressant à la survie des dispersants à chaque stade du processus de dispersion (départ-transit-installation), suggèrent généralement que ces derniers encourraient **plus de risques de mortalité que les individus philopatrics et ce principalement dus à la phase de transit**, (*e.g.* chez la martre américaine *Mustela americana* (Yoder *et al.* 2004) ou chez l'écureuil rouge (Larsen & Boutin 1994)), alors que plus tard, **une fois installés, ils pourraient bénéficier d'une survie globalement équivalente à celle des individus philopatrics** (Larsen & Boutin 1994). Si la dispersion présente à l'échelle de l'individu, un tel coût en termes de survie, il est nécessaire alors de comprendre comment les processus de sélection opèrent et maintiennent la cohabitation des deux stratégies en un système évolutivement stable. Certains auteurs supposent qu'il existe des mécanismes compensatoires entre les coûts et les bénéfices des deux stratégies (Johnson & Gaines 1985). Par

exemple, les dispersants réussissant à s'installer dans un nouveau site, pourraient bénéficier dans leur nouvel habitat de résidence d'une fécondité ou d'une survie supérieure à celle des individus philopatrics. Aussi, d'autres phénomènes de compensation pourraient s'exprimer à des échelles de temps plus longues que celles de la vie de l'individu dispersant. Les coûts d'une dispersion pourraient être remboursés aux cours des générations successives par une perte moindre d'aptitude inclusive, et ce particulièrement si les compétitions entre apparentés sont les principales causes de dispersion (Comins et al. 1980). **La littérature souffre cependant de trop peu de cas d'étude pour permettre de valider l'existence de ces différents mécanismes compensatoires et il s'avère qu'il existe encore de nombreuses interrogations concernant le rapport coût/bénéfice des deux stratégies.**

5.3 Dispersant à l'entraînement/Philopatric au rattrapage : lorsque la décision devient plastique

La dispersion est un processus comportemental se déroulant en trois phases : (1) la phase de **départ** où l'animal prend la « décision⁹ » de quitter son environnement d'origine, (2) la phase d'**exploration** ou **transit**, c'est-à-dire le mouvement à proprement dit, et la phase d'**installation** où l'animal « décide » de s'installer de manière permanente dans un nouvel environnement (Stenseth & Lidicker 1992a; Ims & Hjermann 2001). A chacune de ces phases l'animal est confronté à des variations de son environnement qui pourront modifier son état interne et stimuler ou, au contraire inhiber son comportement. Nous avons vu qu'une diminution de la qualité de l'habitat, se traduisant par une pénurie locale de la ressource, une augmentation du niveau de compétition ou encore une augmentation du risque de prédation, peut diminuer l'aptitude de l'individu sur son site d'origine et qu'une alternative à cette situation peut être sa dispersion. En se dispersant, l'animal « fait le pari » d'un gain d'aptitude. En effet, l'animal n'est ni omniscient, ni médium, il n'a *a priori* aucune connaissance des habitats qu'il va rencontrer. Son pari se résume donc à trois alternatives : « soit il trouve mieux et sa stratégie est gagnante, soit il trouve moins bien, sa stratégie est perdante, soit il trouve équivalent et sa mise est remboursée ». Théoriquement l'animal a donc seulement « 1/3 de chance de perdre ». Mais

⁹ Notons que le terme « décision » perd tout son sens si la dispersion est forcée

n'oublions pas que s'il se disperse, c'est probablement qu'il était déjà perdant. N'oublions pas non plus que la probabilité de trouver au moins aussi bien que ce qu'il a laissé est étroitement lié à l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'environnement. Ajoutons à cette hétérogénéité un brin de stochasticité, et la stratégie du dispersant risque d'être périlleuse !

Une manière classique de maximiser ses chances de réussite est de s'entraîner. L'animal peut en effet avoir la possibilité, bien avant de se disperser définitivement, de « sonder » l'environnement qui l'entoure, en explorant les parcelles et en se renseignant sur leur qualité. Ce comportement d'exploration « pré-dispersion » a été remarqué chez plusieurs mammifères, chez le chevreuil *Capreolus capreolus* (Van Moorter *et al.* 2008), chez l'écureuil rouge (Haughland & Larsen 2004) ou encore chez le blaireau *Meles meles* (Roper *et al.* 2003). Ces explorations peuvent permettre dans une certaine mesure à l'animal « d'évaluer le rapport coût/bénéfice » de la dispersion et d'envisager peut-être d'avorter sa tentative de dispersion. La possibilité que l'animal puisse explorer l'environnement est cependant étroitement liée au caractère « forcé » ou « volontaire » de la condition qui l'a fait partir. Heureusement pour lui, il lui reste encore la possibilité de **choisir** le nouvel habitat de résidence. Nous rejoignons ici les théories sous-jacentes aux mécanismes de sélection de l'habitat.

Qui dit « sondage » de l'environnement ou bien « choix » du site d'installation, impliquent bien évidemment que l'animal dispose des outils nécessaires à l'extraction de l'information présente dans l'environnement (Stamps 2001). De manière générale, deux grandes sources d'information pourront être utilisées par l'animal, les sources directes (présence de nourriture, présence de prédateurs) et des sources indirectes, *i.e.* des indices relatant les effets de la qualité des sites (densité de congénères, odeurs de prédateur...). Parmi les sources d'information indirecte, l'animal pourra bénéficier de son expérience personnelle et utiliser des indices qu'il sait reconnaître et retranscrire. L'utilisation de ce type d'information d'origine « personnelle » pourra l'amener à choisir des habitats relativement comparables à celui qu'il a quitté (hypothèse de l'imprégnation de l'habitat, « *habitat imprinting* » (Morton *et al.* 1991)). La présence de congénères, leur comportement, seront aussi des sources d'information indirecte renseignant sur le degré de compétition ou sur le succès reproducteur local (hypothèse de l'information publique (Valone & Templeton 2002; Danchin *et al.* 2005)). Bien entendu, toutes ces sources d'information concernant la qualité du site pourront parfois être trompeuses (*e.g.* densité de congénères et succès reproducteur).

La possibilité qu'à tout moment donné l'animal puisse stopper sa dispersion, choisir et décider de s'installer dans un nouvel environnement, renforce encore un peu plus l'idée d'une dispersion plutôt plastique, et étroitement dépendante des conditions rencontrées.

6 Mesurer la dispersion

6.1 Estimer les coûts et bénéfices

La mesure du rapport coût/bénéfice de la dispersion est un challenge insurmontable car le gain acquis par l'individu lors de sa dispersion est tout bonnement **impossible à mesurer**. En effet, ce gain ne pourra être connu puisque nous n'aurons par définition jamais accès au gain acquis par l'individu dans le scénario alternatif, *i.e.* rester philopatrick (Bélíchon *et al.* 1996). Toutefois, comme nous l'avons déjà avancé dans la précédente section, une solution réside dans une **estimation** moyenne du rapport coût/bénéfice de la dispersion en comparant les aptitudes en termes de survie et reproduction des individus philopatrickes et des individus dispersants.

Notons cependant bien qu'ici la mesure du rapport coût/bénéfice de la dispersion est donnée par une mesure d'aptitude basée sur la survie **et** de la reproduction des individus. Même si l'aptitude est essentiellement définie par la capacité de l'individu à transmettre des copies de ses gènes à la descendance, et donc par le succès de sa propre reproduction, la mesure seule du succès reproducteur des individus ne sera pas suffisante à l'estimation du rapport coût/ bénéfice des deux stratégies, car cette dernière pourrait être biaisée si l'une des deux stratégies implique des coûts en terme de survie et donc *ipso facto* moins d'individus dispersants se reproduisant. C'est d'autant plus vrai dans le cas de la dispersion, où le mouvement précédant la reproduction des individus est attendu comme coûteux en terme de survie (Bélíchon *et al.* 1996). Par ailleurs, les coûts et bénéfices des deux stratégies ne sont probablement pas instantanés : ils peuvent s'étaler tout au long de l'histoire de vie de l'individu, mais aussi dans les générations successives *via* une variation de l'aptitude indirecte. Un protocole « *quasi* » idéal si l'on voulait appréhender les coûts et bénéfices des deux stratégies serait de suivre des individus philopatrickes et dispersants tout au long de leur vie, ainsi que les conséquences de ces deux stratégies sur les descendants.

6.2 Des outils variés pour un « multicomportement »

La dispersion se traduit par le mouvement des individus et la redistribution dans l'espace ou entre les populations des individus, par un flux de gènes entre groupes sociaux ou entre populations locales. La mesure de la dispersion va donc pouvoir être appréhendée de différentes manières, à différentes échelles et avec différents outils. De manière générale, trois grands types d'approche sont envisageables dans l'étude de la dispersion : les méthodes **indirectes**, les méthodes **directes** et les méthodes de suivi **par radiopistage** (McShea & Madison 1992; Bennetts *et al.* 2001; Rousset 2010).

Les méthodes indirectes ont trait à la génétique des populations et se basent essentiellement sur la structuration spatiale de la variabilité génétique (Rousset 1997). La structuration génétique spatiale observée dans une population et/ou entre les populations est influencée par le flux génétique entre les entités et donc en partie par le patron de dispersion (taux et distances) qui lui est associé. Une forte structuration spatiale sera synonyme de peu d'échanges entre populations locales. Plusieurs modèles de différenciation génétique peuvent être envisagés : les modèles en île (Wright 1951), les modèles de type « *stepping – stone* » (Gandon & Rousset 1999) ou encore les modèles d'isolement par la distance (IBD) (Wright 1946; Rousset 2000). Dans les modèles en îles les individus se répartissent en îlots de populations locales de manière homogène dans l'espace quelque soit la distance entre les îlots. Les modèles « *stepping stone* », correspondent aux modèles en îles avec différenciation de proche en proche de la structure génétique. Les modèles d'IBD, quant à eux, font l'hypothèse d'une différenciation génétique continue des individus dans l'espace. Combinés aux récents développements des méthodes intégrant la nature du paysage (Manel *et al.* 2005), ces trois grands types de différenciation doivent permettre d'inférer sur l'échelle spatiale, le type de fonctionnement de la population, mais aussi d'identifier les barrières physiques potentielles à la dispersion. Par exemple, une rupture dans le flux migratoire ou une orientation privilégiée des mouvements de dispersion dus à quelconque éléments du paysage résistant aux flux d'individus devrait conduire à une structuration génétique spatiale.

Les méthodes directes sont les méthodes de suivi par capture-recapture d'individus marqués (CMR) (Clobert & Lebreton 1985; Lebreton *et al.* 1992). Ces méthodes présentent des intérêts multiples. Elles permettent entre autre d'estimer l'abondance des populations et la survie des individus d'une population fermée. La philosophie des méthodes est basée sur le marquage

d'une fraction de la population (bagues, colliers) et de sessions de recapture réalisées à intervalle de temps réguliers ou non durant lesquelles on note la présence ou l'absence de l'individu. L'absence d'un individu à une occasion de capture pourra être interprétée en terme de survie (l'individu est mort à cette occasion), en terme d'hétérogénéité de capture (bien que présent, tout individu a une probabilité de ne pas être capturé) ou en terme de migration (l'individu a quitté le site d'étude). Les modèles de CMR multi-états (ou multi-site, MS-CR « Multi-State Capture-Recapture » (Lebreton & Pradel 2002) permettent de dissocier les phénomènes de disparitions d'individu dus à la mort de l'individu ou de son émigration grâce au suivi simultané de plusieurs sites connectés par les mouvements d'individu.

Les dernières méthodes utilisées pour étudier la dispersion concernent **les suivis par radiopistage d'animaux équipés de colliers émetteurs VHF ou les suivis par télémétrie d'individus équipés de colliers GPS**. Ces dernières offrent de nouvelles perspectives quant à l'étude du comportement proprement dit. Elles permettent notamment d'accéder facilement aux trois phases distinctes de la dispersion, d'étudier les chemins de dispersion privilégiés en termes d'habitats (corridors), ou encore d'aborder les questions relatives à l'installation des individus dispersants (sélection de l'habitat).

6.3 Apport des modèles multi-états dans les études sur la dispersion

Les développements récents d'analyse de données de capture-recapture multi-états (MS-CR) permettent de modéliser les transitions des individus entre sites (populations isolées) ou entre états (dispersants, philopatriques), conditionnellement à leur survie et de relier ces paramètres de transition-survie à des variables biologiques individuelles (sexe, âge...) ou environnementale (population, densité...) d'intérêt (Lebreton & Pradel 2002 ; Lebreton *et al.* 2009).

Les modèles MS-CR s'appliquent aux données de capture-marquage-recapture (CMR) ou télémétriques et dérivent des modèles plus généraux développés antérieurement par Cormack Jolly et Seber (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965) pour l'analyse de survie (modèle CJS). Les données récoltées par CMR sont des histoires de capture individuelles où, pour chacune des occasions de capture, est mentionnée par « 1 » l'événement « *individu j observé* » (capture physique

ou visuelle) ou par « 0 » l'événement « *individu j non observé* ». L'inconvénient majeur du codage CMR est qu'on ne connaît pas la réelle destinée d'un individu non observé à une occasion de capture. Son absence à l'occasion $i+1$ s'explique soit par sa mort entre les occasions de captures i et $i+1$, soit par une faible probabilité de capture, soit par son départ de la population (dispersion, migration). Par conséquent, la survie entre deux occasions de capture est une survie apparente sous estimant la survie réelle (Lebreton *et al.* 1992). Les effectifs présents à chacune des occasions de capture i s'expriment alors comme des fonctions des probabilités de capture p_i et de survie $\Phi_{(i-1 \rightarrow i)}$. Le nombre d'individus associés à chaque histoire de capture h suit une loi multinomiale dont les paramètres sont les probabilités de chaque histoire de capture notée $\Pr(h)$, elles mêmes estimées à partir des paramètres p_i et $\Phi_{(i-1 \rightarrow i)}$. La méthode du maximum de vraisemblance permet ensuite d'estimer ces paramètres, connaissant l'expression probabiliste de chacune des histoires h (Lebreton *et al.* 1992).

L'approche MS-CR, proposée de manière pionnière par Arnason (Arnason 1972; Arnason 1973) et mise en application par Schwarz plus tard (Schwarz *et al.* 1993) (modèle CAS, Conditional Arnason-Schwarz) est quant à elle beaucoup plus informative. Elle a été dans un premier temps développée pour rendre compte des phénomènes de migration indissociable du paramètre Φ dans le modèle CJS, grâce au suivi simultané de deux sites d'études. Ainsi chaque individu peut transiter du site A au site B avec la probabilité T_{AB} ou réciproquement transiter du site B au site A avec la probabilité T_{BA} , conditionnellement à sa survie S_A ou respectivement S_B , de $i-1$ à i . Dans un jeu de données MS-CR type, les individus peuvent alors prendre différents états conditionnellement à leur survie. Dans le cas précédent, on observe avec les probabilités P_A , respectivement P_B , des individus dans l'état A (c'est-à-dire vivants dans le site A), et respectivement des individus dans l'état B (c'est-à-dire vivants dans le site B). Les historiques de captures deviennent alors des suites de A, B, et 0, les « 0 » correspondant aux non-observations de l'individu dans l'état A ou l'état B à l'occasion de capture i . De la même manière que pour les modèles CJS, les paramètres de survie S_A , S_B et de transition T_{AB} ou T_{BA} sont estimés par la méthode du maximum de vraisemblance, connaissant l'expression probabiliste de chacune des histoires h .

Chapitre 2

Le lièvre d'Europe ; l'espèce, son habitat, sa biologie

1 Un modèle : le lièvre d'Europe

1.1 L'espèce

Le lièvre d'Europe, *Lepus europaeus* est un meso-mammifère herbivore appartenant à l'ordre des lagomorphes. Une forte ressemblance de la dentition, notamment la présence de longues incisives sur la mandibule supérieure de la mâchoire entraîne souvent à tort une confusion entre l'ordre des lagomorphes composés des Ochotonidés (Pikas) et Léporidés (lièvres et lapins) et l'ordre des rongeurs (rats, castors, écureuils, marmottes). Il s'agit pourtant bien de deux ordres phylogénétiquement bien distincts qui ont évolué indépendamment l'un de l'autre depuis le Paléocène (-60 Ma).

La morphologie du lièvre est comparable à celle du lapin, en bien plus élancée (photo 1). Sa hauteur au garrot varie de 25 à 30cm en moyenne, pour une longueur de 60 à 70cm. Il se distingue nettement du lapin par de très longues oreilles (jusqu'à 15 cm) et surtout des membres postérieurs hyper-développés adaptés à la course. Il est aussi plus lourd, son poids variant de 2.5 à 6 kg. A noter aussi le dimorphisme de taille entre le mâle (bouquin) et la femelle (hase), la femelle étant généralement plus lourde que le mâle (Frylestam 1980). Cette espèce fait partie du contingent d'espèces nobles (cerf, chevreuil) pour les chasseurs. En France, le lièvre est chassé pendant les derniers mois de l'année (octobre-novembre-décembre).



Photo 1 : Lièvre adulte photographié dans le site d'étude (photo : ONCFS).

1.2 De ses origines à sa répartition, de sa répartition à son habitat

Les lièvres ont pour origine un ancêtre africain. Cet ancêtre a sans doute conditionné, du moins en partie, la colonisation des habitats actuels dans lesquels on le rencontre de nos jours : Le lièvre affectionne tout particulièrement les paysages à faible couvert végétal comparables aux steppes et prairies que l'on pouvait et qu'on retrouve encore dans certaines régions africaines. On le retrouvera donc préférentiellement dans les plaines cultivées, telles que les grandes plaines de culture céréalière intensive, les régions agricoles mixtes de polyculture-élevage, où encore dans les zones à vignes.

2 Biologie

2.1 Mœurs, alimentation et utilisation de l'espace

Le lièvre est une espèce essentiellement nocturne. Il passe la plus grande partie de la journée immobile, au gîte, petite cavité/dépression dans le sol qu'il a creusé à l'aide de ses membres antérieurs (photo 2). La localisation de ce dernier n'est pas fixe et un même individu a souvent plusieurs gîtes sur son domaine vital (Pepin & Angibault 2007). Le lièvre devient actif au crépuscule et durant la nuit où il rejoint de petits groupes sur les sites d'alimentation (Broekhuizen & Maaskamp 1982; Marboutin & Péroux 1999). Les graminées constituent l'essentiel de son alimentation mais cette dernière reste très éclectique, notamment durant les périodes où les ressources alimentaires se raréfient comme en hiver. Il peut alors consommer fruits, graines, champignons, tiges, écorces (Reichlin *et al.* 2006; Puig *et al.* 2007).



Photo 2 : Adulte au gîte, dans un champ de choux.
(Photo : Franck Latraube).



Photo 3 : Groupe de jeunes lièvres (Photo :
ONCFS).

Le lièvre est souvent considéré à tort comme un animal solitaire. Le regroupement nocturne pourrait être apparenté à un gréganisme lié à l'approvisionnement et/ou des stratégies antiprédatrices (photo 3). Toutefois, il existe une hiérarchie de dominance notable entre les membres d'un même groupe durant les phases d'approvisionnement confirmant qu'il s'agit bien ici d'une espèce sociale (Cowan & Bell 1986). Le système d'appariement chez le lièvre est du

type polygyne-promiscuiste, mais les rangs sociaux les plus élevés semblent plutôt occupés par les femelles.

Comme chez beaucoup d'espèces actives la nuit, le domaine vital diurne (zones de gîte) est inclus dans le domaine vital nocturne, plus grand (Marboutin & Péroux 1999). Les travaux concernant l'utilisation de l'espace donnent à première vue des résultats fortement contrastés concernant la taille du domaine vital chez l'adulte (20 à 400ha) (Pielowski 1972; Tapper & Barnes 1986; Reitz & Leonard 1994; Marboutin & Péroux 1999; Rühe & Hohmann 2004). Il s'agit là cependant d'une méprise car les estimations ne concernent généralement pas les mêmes échelles temporelles (estimation sur relevés nocturnes exclusivement, estimation mensuelle, semestrielle ou même annuelle) et qu'il semble exister un glissement de l'utilisation de l'espace au cours du temps (peut être en partie liée au turn-over des cultures et à la disponibilité des ressources) (Tapper & Barnes 1986; Reitz & Leonard 1994; Rühe & Hohmann 2004). A l'échelle trimestrielle, les estimations sont de l'ordre d'une quarantaine d'hectares et apparaissent inversement liées à la densité (Bray 1998; Bray *et al.* 2007).

2.2 Cycles biologiques et reproduction

La saison de reproduction du lièvre est très étalée (Lincoln 1974; Caillol *et al.* 1992; Bray 1998; Marboutin *et al.* 2003). En dépit d'une faible synchronisation, on s'accorde à dire qu'elle débute en fin d'année, autour du solstice d'hiver et semble en partie liée à l'augmentation de la durée de la photopériode (Caillol *et al.* 1986; Caillol *et al.* 1989; Caillol *et al.* 1992; Marboutin *et al.* 2003). Durant cette période, on peut observer plusieurs mâles courser une même femelle (Cowan & Bell 1986). L'endurance des mâles semble influencer le choix de la femelle, notamment durant la parade nuptiale ou le mâle et la femelle entre dans une joute brutale sous forme de « kick-boxing ». La saison de reproduction durera jusqu'en mars à la faveur des conditions environnementales locales (Lincoln & Mackinnon 1976; Marboutin *et al.* 2003). La durée de gestation chez la hase est de l'ordre d'une quarantaine de jour, si bien que les premières naissances peuvent avoir lieu en janvier l'année suivante (Lincoln & Mackinnon 1976; Caillol *et al.* 1987; Caillol *et al.* 1992; Marboutin *et al.* 2003). Les hases primipares mettent bas généralement plus tard que les femelles plus expérimentées. De manière générale la saison des naissances va

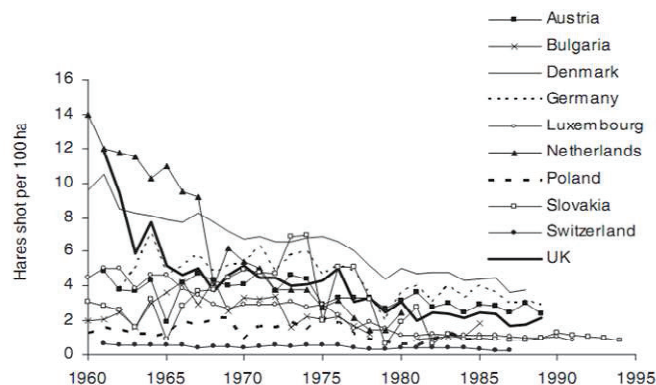
elle être aussi très étalée dans l'année, jusqu'en septembre, avec cependant un pic en mai-juin (Marboutin *et al.* 2003).

La hase peut avoir de 3 à 5 portées par an. Là encore, le nombre dépend de la condition physique de la femelle et des conditions environnementales. La hase met bas dans le gîte et ne revient au gîte qu'au crépuscule pour allaiter ses jeunes (Broekhuizen & Maaskamp 1980). Cette stratégie pourrait être destinée à limiter la détection des jeunes par les prédateurs (principalement le renard roux *Vulpes vulpes*, mais aussi les chiens errants, le chat domestique *Felis silvestris catus* et quelques prédateurs aériens comme la corneille noire *corvus corone* ou certains rapaces comme le hibou grand duc *Bubo bubo* et la buse variable *Buteo buteo*). Le délai entre deux fécondations successives peut être largement inférieur à la durée de gestation du fait du phénomène de superfoetation : la hase peut porter dans certains cas, deux portées d'âge différent (Caillol *et al.* 1991; Bray 1998). Cette stratégie d'investissement important dans la reproduction pour les femelles est attendue lorsque les conditions environnementales sont très imprévisibles, ce qui pourrait être le cas dans un environnement de type agrosystème soumis à des transformations importantes d'une saison à une autre. Le nombre de levraut par portée varie entre 1 et 5 selon l'âge de la mère, sa condition physique, le rang de la portée voire même la latitude. Les levrauts sont nidifuges : ils naissent les yeux ouverts et sont capables d'une parfaite régulation thermique. Leur poids est de l'ordre de la centaine de gramme (75 à 180g). Ils sont sevrés vers l'âge de 40 jours. Durant cette période ils ne s'éloignent rarement à plus de 200m du gîte de mise bas (Bray 1998). Le juvénile devient mature sexuellement vers 4-6 mois, parfois plutôt chez les mâles nés en début d'année (Lincoln 1976; Lincoln and Mackinnon 1976). Il pourrait atteindre la taille adulte plus tôt vers l'âge de 3 mois (Lincoln & Mackinnon 1976).

2.3 Dynamique des populations

Le fonctionnement des populations de lièvres d'Europe montre des fluctuations spatio-temporelles d'effectif de fortes amplitudes et assez rapides. Le déterminisme de ces fluctuations démographiques reste assez méconnu ou inexpliqué, tant en ce qui concerne les grandes tendances observées sur le moyen terme et souvent sur de vastes échelles (Vaughan *et al.* 2003; Smith *et al.* 2004; Smith *et al.* 2005a; Smith *et al.* 2005b) (Fig. 1), que les fréquentes variations spatio-temporelles observées sur le court terme et à des échelles plus locales entre des territoires

voisins et apparemment semblables. Ces écarts peuvent avoir différentes origines non exclusives : succès reproducteur local (fécondité, survie des levrauts), dispersion asymétrique, densité-dépendance, condition physique des individus, par exemple en corrélation avec l'hétérogénéité de l'environnement (paysage, climat, sol, agriculture, prédation, gestion cynégétique,...) (Vaughan *et al.* 2003; Smith *et al.* 2004; Smith *et al.* 2005a; Smith *et al.* 2005b).



Smith *et al.* 2005a

Figure 1. Nombre de lièvres tués à la chasse pour 100ha en Europe depuis 1960

Les taux de survie annuelle estimés dans les populations chassées et non-chassées restent globalement similaires et de l'ordre de 50% chez l'adulte et de l'ordre de 20 à 30% pour les jeunes de l'année (Marboutin & Peroux 1995; Marboutin & Hansen 1998). Notons que les probabilités de survie sont généralement supérieures pour les mâles adultes, qui présentent une survie environ 1.2 fois plus élevée que celle des femelles adultes.

2.4 Dispersion

Les travaux concernant les déplacements de lièvres se sont intéressés essentiellement à la taille des domaines vitaux des individus (Reitz & Léonard 1994), en général chez des adultes (Rühe & Hohmann 2004), donc *a priori* définitivement installés sur leur territoire de reproduction. Tous confirment un fort degré de sédentarité des individus, à l'exception des jeunes. Cette dernière observation est confirmée relativement tardivement par une étude de radiopistage réalisée en région de polyculture élevage en Auvergne, dans deux contextes de

chasse et de densités sensiblement différents : l'un en réserve (49 individus/km² ; 12.3 km²), l'autre en zone chassée (14 individus/km² ; 4.3km²) (Bray 1998; Bray *et al.* 2007). Dans ce travail les auteurs s'intéressent spécifiquement à la dispersion natale, *sensu stricto* Howard (1960), et décrivent quatre grands types de mode d'occupation de l'espace, deux de type 'philopatrique' et deux autres interprétés de type 'dispersants' (Fig. 2).

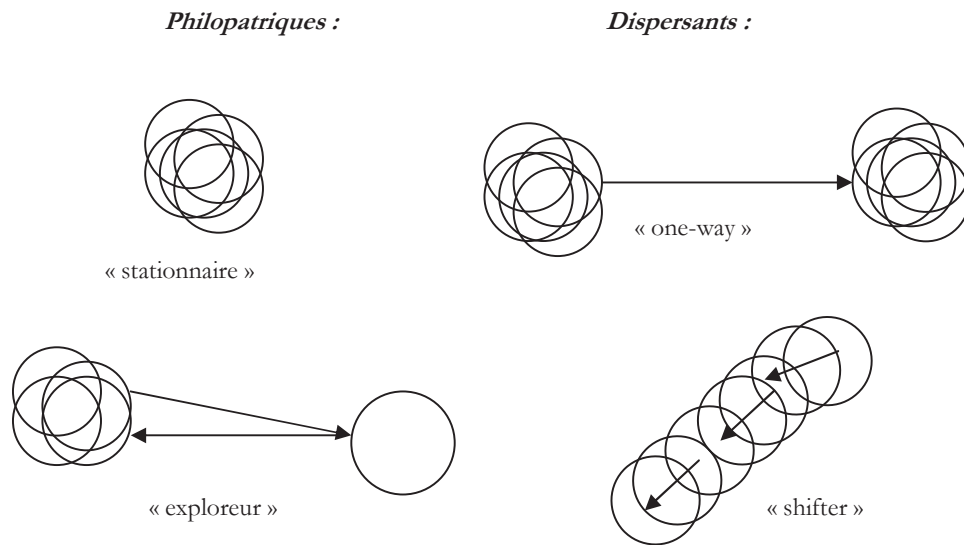


Figure 2. Les différents modes d'occupation de l'espace observés chez le lièvre juvénile (d'après McShea & Madison 1992). Chaque cercle représente les domaines vitaux successivement occupés par l'individu.

Dans ce travail, ils montrent que les jeunes lièvres se dispersent préférentiellement avant la maturité sexuelle, entre 4 et 6 mois, que les mâles se dispersent plus que les femelles, mais que les femelles dispersantes parcourent de plus grandes distances. Ils s'intéressent aussi à l'influence de la densité de congénères sur les taux et distances de dispersion et montrent notamment que les taux sont plus forts à faible densité (86% pour les mâles, 38% pour les femelles) qu'à forte densité (41% pour les mâles, 26% pour les femelles).

De ces observations, plusieurs conclusions ont été tirées quant aux causes ultimes et proximales à la base du comportement de dispersion chez le lièvre d'Europe. La première tient au biais sexuel des taux de dispersion en faveur des mâles. Ce biais est attendu chez les espèces présentant un système d'appariement de type polygyne-promiscuiste compte-tenu de l'investissement différentiel dans les compétitions locales pour les ressources et pour l'accès à la

reproduction entre les sexes (Greenwood 1980; Dobson 1982). La seconde repose sur des distances de dispersion plus grandes chez les femelles. Puisque l'autocorrélation spatiale de l'habitat ou d'une caractéristique écologique particulière de l'habitat devrait décroître plus lentement avec la distance que celle d'une caractéristique sociale (Ronce *et al.* 2001), les auteurs suggèrent que le déterminisme de la dispersion des jeunes femelles présente une composante écologique. Là encore, cela va dans le sens des hypothèses selon lesquelles la dispersion des jeunes mâles en système polygyne-promiscuiste serait essentiellement liée à l'évitement de la consanguinité et les compétitions locales pour l'accès aux femelles, alors que les compétitions locales pour l'accès aux ressources (nourriture, abris, refuges), associées sans doute à l'évitement de la consanguinité, joueraient un rôle déterminant dans le départ des femelles. Les autres conclusions ont trait aux facteurs proximaux à l'origine de la dispersion des jeunes. Parmi les causes proximales citées, l'acquisition d'une masse corporelle/de réserves graisseuses suffisantes ou un déclenchement hormonal (Nilsson & Smith 1985; Holekamp 1986; Nunes & Holekamp 1996) sont avancées, étant donné que les jeunes se dispersent préférentiellement dans des classes d'âge correspondant à l'acquisition de la taille adulte et de la maturité sexuelle. Enfin, la densité de congénères ou du moins la saturation de l'environnement, sont proposés comme facteur proximal inhibant la dispersion (hypothèse de la barrière sociale « *social fence hypothesis* » (Hestbeck 1982; Hestbeck 1988)), les jeunes se dispersant plus à faible densité qu'à forte densité.

3 Présentation générale de l'étude

3.1 La Beauce, un paysage monotone

Le site d'étude (site de capture des individus ; 36km²) est situé dans la région centre près de la Chapelle Mave (47°44'35"N, 1°21'55"E ; km², FRANCE) en Beauce. Sur ce site d'étude, certaines parcelles ne sont pas chassées (6 parcelles dont la surface varie de 0.1 à 0.6 km²) et pourraient être utilisées comme zones refuges par les lièvres (Fig. 3). La Beauce est une des plus grandes plaines de France, avec environ 3300km² voués à la culture intensive de céréales. Le sol est principalement calcaire. Le paysage, composé essentiellement de champs s'étalant à l'horizon y apparaît monotone (photos 4). Cette monotonie est partiellement rompue par la diversité des espèces cultivées que sont principalement blés, orge, avoine, colza, maïs, parfois choux et par les quelques petits bosquets disséminés entre champs. Cette diversité s'effondre après les moissons, à la fin de l'été et pendant l'automne où les derniers maïs sont récoltés, laissant souvent place à d'immenses parcelles de terre nue, labourée et ensemencée, ou de blés d'hiver qui persisteront jusqu'au début du printemps prochain.



Photos 4 : Diversité du paysage rencontré en Beauce : à gauche avec un couvert végétal quasi inexistant, à droite en été lorsque les céréales sont à maturité.

3.2 Données récoltées et méthodes

Pour la réalisation de ce travail nous avons bénéficié de deux types de données : des données de radiopistage et des données de comptage. Ces données ont été récoltées par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage au cours de trois années consécutives en 2003, 2004 et 2005.

3.2.1 Radiopistage

215 individus ont été capturés (184 jeunes de moins de 180 jours, 31 adultes de plus de 180 jours) à l'aide de cages pièges disposées dans quatre secteurs circulaires sur le site (Fig. 3), durant six sessions de capture entre Avril et Septembre chaque année. Au moment de la capture, les individus étaient pesés, mesurés pour certains (longueur du crâne), sexés, munis de bague auriculaire de couleur (type « TIP-TAG ») et équipés de collier VHF (photo 5). Durant la première année de suivi, certains individus ont été équipés de collier déjà usagé, limitant parfois la durée de suivi par radiopistage à moins de 2 mois.

Les localisations ont été réalisées à l'aide de récepteurs *Yaesu* (modèle FT-290R) et *Televilt* (modèle RX-891HE) et d'antennes directionnelles simples à quatre brins. Les pointages étaient pour la plupart réalisés avec une antenne à brins repliables tenue à la main par l'observateur (modèle Yagi : Y-4FL). Lorsque le signal n'était pas reçu, la recherche de l'animal était réalisée à l'aide d'une antenne fixée en haut d'un mât de 9m installé sur un véhicule tout terrain (photo 6) et parfois par survol aérien de la zone (rare).



Photo 5 : Juvénile équipé de bague auriculaire et de collier VHF (Photo : ONCFS).



Photo 6 : Véhicule tout terrain équipé d'antenne télescopique (Photo : ONCFS).

Les pointages ont essentiellement été réalisés de jour à l'exception de la première année où quelques pointages nocturnes s'ajoutaient aux pointages diurnes¹⁰, à raison d'une localisation par semaine en moyenne ($7.9 \text{ jours} \pm 12.0$). La hauteur (entre 0 et 2m selon le type de culture) et la nature du couvert végétal dans lequel se trouvait l'individu n'étaient pas systématiquement relevées.

3.2.2 Comptages

Les comptages de lièvres sur le site d'étude ont été réalisés à l'aide de dénombrements par EPP (Echantillonnages par Points avec un Projecteur (Langbein *et al.* 1999)), chaque année en mars, lorsque le couvert végétal est au plus bas, durant trois nuits consécutives. Les points de comptage ($n=94$) étaient repartis sur les 36 km² délimitant les sites de capture et 750 km² en périphérie, selon un maillage systématique dont les nœuds sont les sommets de triangles (Fig. 3). La distance séparant chaque point de comptage était en moyenne de 800m au niveau des sites de capture (Fig. 3). Le maillage était plus lâche en sa périphérie, variant de 800 à 1600m.

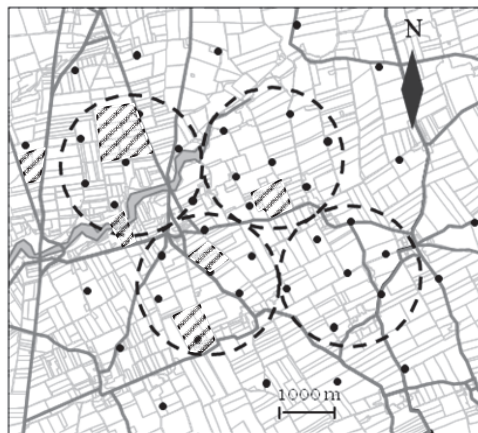


Figure 3. Représentation du protocole d'échantillonnage pour le comptage des lièvres au niveau des sites de captures. Les cercles représentent les zones de capture des lièvres et les points représentent le maillage des points de comptage. Les traits gras gris représentent les routes principales (routes départementales). La zone sinueuse en gris clair représente le lit d'un ruisseau, la Cisse, qui coupe le site de capture. Cette zone présente un couvert végétal composé principalement de bosquets et se détache facilement du paysage agricole aux alentours. Les zones hachurées représentent les zones réserves.

¹⁰ Seuls les pointages diurnes ont été considérés dans ce travail.

3.2.3 Estimation de l'âge des lièvres

L'âge des individus est une variable clé dans l'étude des paramètres démographiques régissant la dynamique des populations animales. Chez le lièvre d'Europe, il existe différentes méthodes permettant d'apprécier cette variable. De manière simple nous pouvons distinguer deux grands types d'approches : celles portant sur les animaux morts (la plus commune étant celle basée sur la croissance pondérale du cristallin (Broekhuizen & Maaskamp 1979)), et celles portant sur des individus vivants. Bien entendu, dans le cadre de ce travail nous nous contenterons des méthodes permettant d'estimer l'âge des animaux vivants.

Parmi celles-ci, certaines sont basées sur des variables biométriques (masse (Pielowski 1971 ; Pépin 1973, 1979 ; Broekhuizen & Maaskamp 1979), taille du crâne (Bray *et al.* 2002)...) d'autres font appel à l'ossification ou l'usure de certaines parties du corps (*e.g.* développement osseux au niveau de l'humérus et du cubitus, usure dentaire (Broekhuizen & Maaskamp 1979)). Le degré d'ossification de l'humérus et du cubitus permet de distinguer par palpation lors de la capture, un jeune d'un subadulte/adulte ($> 180j$) (Broekhuizen & Maaskamp 1979). Les méthodes permettant d'obtenir l'âge exact des lièvres *in natura* sont inexistantes pour les adultes. Pour les jeunes, certains modèles basés sur la masse corporelle et des courbes de croissance pondérale établies dans différentes conditions (conditions naturelles, semi naturelles, ou captivité), ou la croissance du crâne, permettent d'obtenir des estimations plus ou moins précises de l'âge des jeunes lièvres (revue dans Bray 1998). La longueur du crâne semble donner des estimations précises pour les individus de moins de 40j, l'erreur associée à cette estimation augmentant pour les plus âgés (Bray *et al.* 2002). Il s'agit d'une mesure de taille présentant l'avantage d'être peu biaisée selon les conditions environnementales. L'estimation de l'âge par la masse corporelle est beaucoup plus sujette à discussion et sans doute moins universelle, la masse et la croissance des jeunes lièvres pouvant être fortement dépendante des conditions environnementales. La croissance des jeunes lièvres sauvages maintenus en captivité est généralement ralentie par rapport aux individus élevés en enclos proche des conditions naturelles ou aux jeunes lièvres sauvages tués pour lesquels l'âge avait été estimé précisément (voir Pielowski 1971, Broekhuizen 1971, Pépin 1979, pour des comparaisons). Mais, de façon générale, aucun des modèles préexistants n'est satisfaisant pour les plages d'âge qui nous intéressent (*i.e.* de 0 à 180j)

Plusieurs approches ont été nécessaires pour obtenir une estimation plus ou moins précise de l'âge des individus dans le présent travail (Fig. 4). A partir du degré d'ossification de l'humérus et du cubitus, les individus étaient dans un premier temps classés en juvéniles ou adultes au moment de leur capture. Si une mesure du crâne était effectuée sur un jeune (mesure qui n'était pas systématiquement réalisée) et si cette dernière était inférieure à 80mm (soit 40j) environ, l'âge était estimé à partir de la taille du crâne grâce au modèle établi par Bray *et al.* (2002). Au-delà de 80mm, l'estimation de l'âge devient bien trop imprécise. Chez les jeunes pour lesquels nous n'avions pas l'information de la taille du crâne, la masse corporelle a été utilisée pour estimer l'âge. Dans cet objectif nous avons repris le modèle utilisé par Bray *et al.* (2007) et développé plus tôt par Bray (1998) (les détails de ce modèle ne seront pas présentés ici). Nous avons utilisé ce modèle plutôt qu'un autre dans un souci de conformité avec leur étude et afin de faciliter la comparaison des résultats obtenus dans leur étude et la nôtre. Ce modèle est construit sur deux relations successives : la première est basée sur la relation connue liant l'âge au poids du cristallin. Le poids du cristallin est une variable montrée comme variant peu selon les conditions environnementales. Il permet d'expliquer 96% des variations de l'âge pour des individus de 40 à 300j. La seconde relation établie par cet auteur lie la masse d'individus tués à la chasse et le poids de leur cristallin. L'estimation de l'âge à partir de la masse est donc donnée par retro-estimation intermédiaire du poids du cristallin et peut être résumé à la relation suivante :

$$\text{Age estimé} = (\text{masse corporelle} \times 35.435) - 9.436 + \text{erreur}$$

Puisqu'il s'agit de deux calibrations successives, aucun intervalle de confiance ou estimation de l'erreur n'a été calculé (*l'estimation de cette erreur a fait l'objet d'un récent travail, cf ci-dessous, mais n'était pas disponible au commencement de cette thèse*). Cette relation a été calibrée et validée par Bray (1998) à partir d'animaux sauvages tués dans la population étudiée ($R^2=0.68$). La courbe de croissance obtenue est montrée cohérente avec celle obtenue par Pépin (1979) dans le bassin parisien et supporte l'idée selon laquelle les lièvres sauvages présenteraient une croissance plus rapide que ceux maintenus en captivité. Les estimations obtenues présentent aussi l'avantage d'être relativement similaire à celles obtenues avec la taille du crâne pour les individus de moins de 40j. Elles présentent par contre un problème d'hétéroscédasticité, la précision des estimations devenant bien moins précise pour les individus de plus de 90j (soit 2.8kg). De fait, tous les individus juvéniles de plus de 2.8kg n'ont pas été pris en compte dans les analyses présentées

dans ce travail (tout comme dans le travail de Bray *et al.* 2007) et nous avons privilégié la modélisation de l'âge par classe d'un mois minimum lorsque cela était possible (exception faite du dernier article, Chapitre 4).

Notons qu'un travail récent réalisé à notre demande par Philippe Aubry de la cellule d'appui d'analyse des données statistiques de l'ONCFS et devant faire l'objet d'un prochain article montre que les estimations moyennes obtenues par ce modèle restent dans les intervalles de confiance à 95% obtenus lorsqu'on introduit les différentes sources d'erreurs liées aux calibrations successives (*l'approche permettant d'injecter les erreurs liées aux calibrations successives ne sera pas présentée dans ce travail compte tenu de sa complexité et de son caractère « officieux »*), et que ce modèle a tendance à sous estimer l'âge des individus juvéniles les plus âgés notamment ceux de plus de 90j (les estimations moyennes restant généralement proches de la borne inférieure de l'intervalle de confiance).

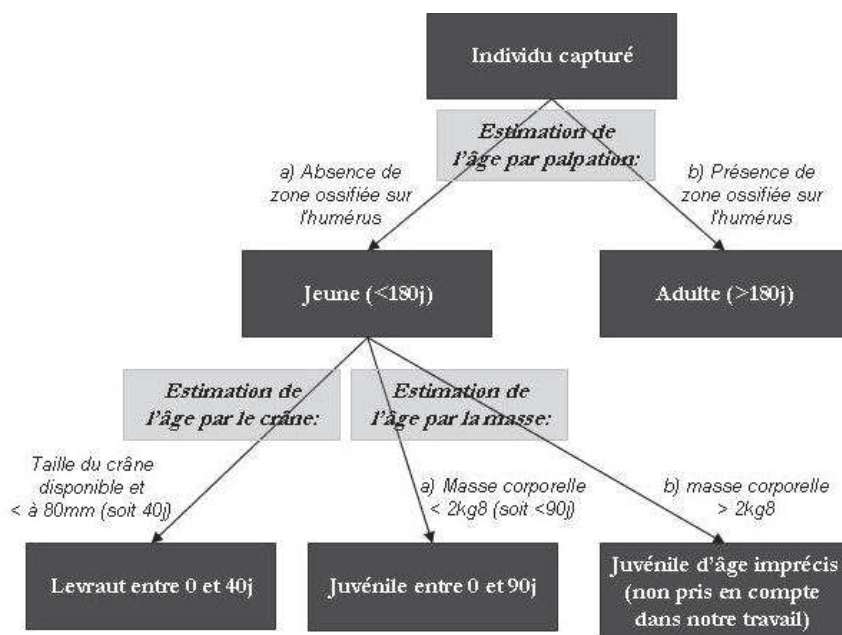


Figure 4. Règles de décision utilisées dans le présent travail pour estimer l'âge des individus.

3.3 Présentation générale du travail

Dans une première partie nous nous consacrerons à la description du patron de dispersion propre à cette espèce (taux, distances, biais sexuel, âge à la dispersion) et à l'identification des facteurs socio-écologiques à l'origine de sa variabilité (**Chapitre 3**). Dans ce cadre, et afin d'améliorer notre connaissance des mécanismes liant abondance et dispersion chez cette espèce, nous nous intéresserons spécifiquement à l'influence des congénères dans les départs et l'installation des individus. En répondant aux questions : **combien** d'individus se dispersent, **qui** des individus se dispersent le plus, et **où** les individus se dispersent ils ?, l'ensemble des travaux présentés dans cette partie devra nous permettre d'identifier les principales causes à l'origine de ce comportement (**pourquoi ?**), et de voir dans quelle mesure la stratégie de dispersion chez le lièvre d'Europe **dépend des contraintes associées à l'histoire de vie de l'espèce et des conditions locales**.

Dans la quatrième partie de ce travail (**Chapitre 4**) nous tenterons d'évaluer les **risques associés à ce comportement**, d'identifier **les facteurs qui limiteraient la dispersion** et de voir quelles pourraient être **les stratégies mises en œuvre par les individus pour limiter ces risques**. Bien entendu, l'influence de la chasse dans la réussite de la dispersion chez le lièvre d'Europe sera au cœur du débat. Dans cette partie nous nous intéresserons donc surtout aux **quand ? Et comment ?** les individus se dispersent.

Nous clôturerons l'ensemble de ce travail par une conclusion générale (**Chapitre 5**) en replaçant les résultats obtenus chez le lièvre d'Europe dans l'ensemble du corpus théorique de la dispersion. Nous terminerons en proposant des perspectives nouvelles de recherche visant à améliorer notre compréhension générale des mécanismes liant variations d'abondance et dispersion chez les mammifères, et en particulier chez le lièvre d'Europe.

Chapitre 3

Se disperser, « *combien, qui, où ?* »

Facteurs ultimes et proximaux de la dispersion chez
le lièvre d'Europe

1 Introduction

Ce chapitre est essentiellement consacré à l'identification des principales causes ultimes et facteurs proximaux à l'origine du comportement de dispersion chez le lièvre d'Europe. Un regard particulier est notamment apporté sur le rôle des congénères dans les variations des taux de dispersion. Comme souligné dans la partie introductive, l'identification des facteurs responsables d'une variation des taux de dispersion est fondamentale à la compréhension de la dynamique des populations et doit nous permettre à terme de prédire la réponse des populations à des variations spatiales et/ou temporelles des conditions environnementales.

De manière générale, un taux d'émigration négativement lié à la densité locale du site d'origine (dispersion NLD) pourrait expliquer les variations d'abondance locales observées sur le court terme chez le lièvre d'Europe. Cette relation négative entre taux de dispersion et densité a en effet été largement proposée dans la littérature comme mécanisme à l'origine des fluctuations démographiques cycliques chez les micromammifères (Hestbeck 1982; Dieffendorfer 1998; Ims & Andreassen 2005; Lin *et al.* 2006). Pour Hestbeck (1982), un taux de dispersion NLD repose essentiellement sur le coût élevé de la dispersion en environnement saturé (hypothèse de la barrière sociale « *social fence hypothesis* »). Ces coûts peuvent être attribués aux confrontations récurrentes avec les résidents et à la faible probabilité de trouver des sites vacants. **Sous cette hypothèse, la dispersion des individus à forte densité est donc essentiellement fruste (*i.e.* « freinée ») par les congénères.**

Dans la précédente étude sur la dispersion du lièvre d'Europe (Bray *et al.* 2007), les auteurs reprennent cette idée pour expliquer la relation négative observée entre la densité locale et les taux de dispersion. Malheureusement, dans leur travail, l'effet direct de la densité est entaché d'un effet confondant lié à la chasse, la zone de faible densité coïncidant avec la zone chassée, la zone de forte densité correspondant à une zone en réserve (Chapitre 2). Par conséquent, plutôt que de considérer les congénères comme un « frein » à la dispersion à très forte densité, **nous pourrions prendre le point de vue complémentaire et considérer la faible densité de congénères en zone chassée comme le signe de conditions locales défavorables favorisant plus de départ qu'à forte densité.** Dans ce cadre, le plus fort taux de dispersion à faible densité peut avoir deux origines non exclusives.

(1) la première repose essentiellement sur les différences de pression de chasse exercée dans les deux zones. La faible densité observée en zone chassée est probablement liée à la pression de chasse exercée sur celle-ci. Bon nombre d'études montrent que la chasse peut influencer l'utilisation de l'espace du gibier. Bien que la majorité des mouvements de dispersion chez les jeunes lièvres aient été observés avant l'ouverture annuelle de la chasse (dernier week-end de septembre) (Bray *et al.* 2007), il n'est donc pas improbable que la chasse, par le dérangement qu'elle engendre sur les individus, puisse déclencher des départs supplémentaires. **Les différences de taux de dispersion entre les deux zones seraient donc principalement liées à la qualité intrinsèque de l'habitat.**

(2) La seconde repose prioritairement sur des interactions sociales bénéfiques et facilitées entre congénères à forte densité, surpassant les coûts liés aux interactions compétitives. A forte densité, les jeunes individus n'ont pas nécessairement besoin de se disperser loin de leur site de naissance pour changer de contexte social et trouver des partenaires non-apparentés. Dans ces conditions, la dispersion du jeune peut être une stratégie à faible bénéfice si le niveau de compétition pour les ressources locales reste faible malgré une augmentation de la densité. A l'inverse, le jeune isolé dans un site de faible densité devra sans doute parcourir de plus grandes distances pour se reproduire avec un partenaire non apparenté.

Un autre aspect bénéfique de la vie en groupe et à forte densité tient dans la diminution du risque individuel de prédation (Caro 2005). La vie à densité élevée a pour effet simple de diluer un même risque sur l'ensemble des individus composant la cible d'un prédateur (Roberts 1996). Elle permet aussi de réduire l'efficacité du prédateur en générant *via* les mouvements de panique et de fuite des proies potentielles, un effet de confusion. La vie à densité élevée augmentant aussi la probabilité de détection du prédateur par l'un des membres du groupe, elle peut permettre à tout instant des gains de vigilance pour l'individu qui peut se concentrer à d'autres activités (approvisionnement, reproduction) (Brown 1999).

De manière plus générale, la présence de congénères peut être source d'information concernant la qualité de l'habitat (prédation, succès reproducteur, *etc.*) (Valone 1989; Danchin *et al.* 2001). Les bénéfices liés au partage de cette information, s'exprimant dans leur forme la plus simple par une diminution des activités individuelles de recherche et de sondage de l'environnement, peuvent avoir des conséquences importantes en termes de survie et de reproduction pour l'individu qui les exploite. Globalement, de ces mécanismes d'attraction entre

congénères peuvent émerger des phénomènes de dispersion NLD, résultantes immédiates de phénomènes d'immigration densité-dépendants positifs (immigration PLD).

Le premier article de ce chapitre est consacré à la description du patron de dispersion natal du lièvre d'Europe (biais sexuel, taux, distances de dispersion) dans un contexte socio-écologique sensiblement différent de la population auvergnate précédemment étudiée. En se basant sur l'étude de radiopistage conduite en Beauce, dans une population chassée de forte densité (41 lièvres/km²), l'objectif de ce premier travail est de **confirmer les grandes tendances observées en Auvergne** tant en ce qui concerne les biais sexuels de dispersion (taux et distances), l'hypothèse d'une dispersion NLD ou encore l'absence d'effet chasse. Nous rendrons la comparaison possible avec les résultats obtenus en Auvergne en reprenant les définitions ainsi que la classification des patrons d'occupation de l'espace de McShea & Madison (1992) précédemment utilisées pour décrire les mouvements de dispersion chez cette espèce. Afin de pallier à la subjectivité de l'interprétation des mouvements observés, nous enrichirons la précédente classification de règles de décision explicites basées sur la description statistique des patrons de déplacement. Cette approche devra aussi nous permettre de donner une estimation de la localisation du site de naissance, cette dernière n'étant jamais connue avec certitude (Bray et al 2007). **Cette estimation sera systématiquement reprise pour les travaux qui suivront.**

Le deuxième article de ce chapitre a trait à la sélection de l'habitat par les individus dispersants. Après avoir souligné le rôle potentiel de la densité de congénères dans les départs des jeunes lièvres, nous complétons notre compréhension des mécanismes liant variations spatiales d'abondance et processus de dispersion en se concentrant cette fois-ci **sur le rôle des congénères dans le processus d'installation des dispersants.** La densité d'individu n'étant pas exclusivement indépendante de certaines caractéristiques de l'habitat, nous nous intéressons aux caractéristiques écologiques de l'habitat dans lequel les dispersants s'installent. Un regard tout particulier sera accordé aux femelles pour qui le choix du site d'installation devrait être déterminant dans le succès de leur reproduction (Bray *et al.* 2007). Ce travail devra nous permettre de distinguer un peu mieux la part relative liée à l'environnement social dans le déterminisme de la dispersion chez le lièvre d'Europe.

2 Natal dispersal of European hare in a high density population

(Mammalian Biology, 76 :148-156, 2011)

Alexis Avril, Yves Léonard, Jérôme Letty, Régis Péroux, Jean-Sebastien Guitton and Dominique Pontier

Abstract. Despite the importance of conservation and management of the European hare, a game species that has declined throughout Europe, little is known about its natal dispersal process. To date, only one radio-tracking study in a mixed cropping-farmed landscape provides a fine description of the dispersal pattern of this species. The study shows in particular a negative density dependence dispersal, juvenile hares dispersing more in a low density hunting zone rather than in a high density non-hunting zone. Unfortunately, the effect of conspecific density on dispersal remains ambiguous due to the confounding effect of hunting. To provide more insight into the influence of conspecific numbers on the dispersal propensity in hares, we renewed the study in a harvested high density population.

Our results confirmed the known sex-biased and age-related dispersal in this species but we did not find any effect of the birth site density on either the propensity to disperse or the distance moved in juvenile hares. Overall, the dispersal rate and bias were equal to those previously found in the high density non-hunting zone, where density was almost the same as in our population even though hunting pressure differed. Our results emphasize that natal dispersal is a ubiquitous feature in this species, which may respond more to density than hunting.

Key words: natal dispersal, mammals, *Lepus europaeus*, telemetry, local density.

2.1 Introduction

Natal dispersal, defined as “the definitive movement of an individual from its birth site to the place of its first breeding attempt” (Howard 1960), is a key behavioural process with important consequences on genetic structure, demography and evolutionary dynamics of animal populations (Stenseth & Lidicker 1992a; Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005). Through simply moving from the birth site and breeding elsewhere, dispersers change the spatial distribution of populations and maintain the gene flow between local populations. From an evolutionary point of view, colonisation of empty habitats through dispersal may buffer local populations from extinction (Hanski 1999). On the other hand, high rates of movement between populations may also increase the extinction rate of local populations by increasing the synchrony of spatial dynamics (Heino *et al.* 1997; Hanski 1999). Because natal dispersal is closely related to the persistence of many species, knowledge of the dispersal abilities and the causes underlying dispersal in declining species are increasingly needed for the development of suitable management plans.

This is particularly true in the European hare *Lepus europaeus*. The European hare is a common game mammal often encountered in farmland habitats. Since the 1960s, populations of European hares have drastically declined in several European countries (Smith *et al.* 2004; Smith *et al.* 2005a) due to increasing agricultural intensification and loss of habitat heterogeneity (Tapper & Barnes 1986; Smith *et al.* 2004; Smith *et al.* 2005a). Although the European hare has both a game and declining species status, natal dispersal in this species has been paid little attention in the past. To date, only the study of Bray *et al.* (2007) in a patchy mixed cropping-farmed landscape in Chareil-Montord (France) provides pioneer insights into natal dispersal of the European hare.

In particular, they showed that dispersal in hares occurred preferentially when juveniles reach adult size especially in males, as in many other polygynous-promiscuous species (Greenwood 1980; Dobson 1982), although females were those dispersing farther. Furthermore Bray *et al.* (2007) suggested that the natal dispersal rate in this species was inversely related to conspecific density. Indeed, they showed that juveniles dispersed more from a low density hunting zone (14 hares/km²) than from a high density non-hunting zone (49 hares/km²). Unfortunately the causes underlying this phenomenon remained poorly understood due to the confounding of density and hunting factors. Negative density-dependent dispersal is not rare

(see Matthysen 2005 for a review for a review) and one could suggest two non-exclusive mechanisms for explaining this phenomenon. First, density might reflect the intrinsic quality of the habitat and dispersal at low density could be viewed as a means of escaping from an unfavourable physical environment (Stenseth & Lidicker 1992a; Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005). For instance, juvenile hares born in the hunting zone could disperse more than those born in the non-hunting zone in response to a much more stressful environment. In that case, dispersal could be primarily driven by the “physical environment”. In the second mechanism, dispersal could primarily depend on the level of social interactions between conspecifics according to density, density being related or not to the quality of the habitat. As Bray *et al.* (2007) stated, a low rate of dispersal in a saturated environment could result from increased aggressive behaviour of philopatric individuals against dispersers during the transience phase of the dispersal process (“social fence” hypothesis, (Hestbeck 1982)). Furthermore, an excess of philopatric individuals in the high density area could also be explained by a natural tendency of the species to aggregate because of the advantages of living in small groups, for instance anti-predator strategy, social foraging which in turn, overcomes potential costs of inbreeding. In these two cases, dispersal of juvenile hares could be directly driven by the “social environment”.

Taking advantage of a 3-year radio-tracking study of juvenile hares in a harvested and high density population, (about 41 hares/km²), the present study aimed at removing the ambiguity between effects of hunting and density *per se* on dispersal in hares. The population being located in an intensive cropping area, a less patchy landscape than the previous one, we first examined whether the previous dispersal pattern could be extended to other population contexts before investigating the influence of conspecific density on dispersal behaviour at a fine spatial scale. More precisely, after testing for the effect of sex and age on both the dispersal probability and dispersal distances, we tested for the effect of local density around the birth site of each juvenile on dispersal decision. According to the negative density dependence dispersal hypothesis, we expected that juvenile hares should disperse less from a densely populated birth site, or move short dispersal distances due to costly confrontations with conspecifics.

2.2 Material and Methods

2.2.1 *Species and study site*

The study was carried out in the region Centre around Maves (France, 47°44'35" N, 1° 21' 55" E) from 2003-2006. The study area (36 km²) is mostly characterized by an arable habitat where agriculture is very intense and the average field size is 7.3 ha. Land cover varies from bare soil to large crop fields according to the season. The Crops are mainly cereals, such as wheat or corn, but also alfalfa, canola or cabbage.

The European hare is a common game species in this area, and hare shooting occurs each year during three months, from the end of September to the end of December. The hare is a non territorial medium-sized mammal (2.5-6 kg) which lives in temporary feeding groups with no stable social structure (Broekhuizen & Maaskamp 1980). Groups are characterized by a dominance hierarchy for the acquisition of food and mate resources. The mating system is promiscuous-polygynous, but males do not monopolize the females (see (Cowan & Bell 1986) for a review). The breeding season generally starts in midwinter (January-February) and lasts until midsummer, exceptionally until September (Caillol *et al.* 1992; Marboutin *et al.* 2003). Females may have two or more litters during the breeding season and an average litter size is 3 to 5 leverets. Leverets generally reach adult body size at the age of 3-4 months, and physiological sexual maturity between 4 and 6 months (Lincoln 1976; Caillol *et al.* 1992). Sexual maturity mostly depends on the photoperiod. Leverets born earlier in the season may be sexually mature at the age of 4 months, whereas those born at the end of the breeding season may reach sexual maturity the following year (Lincoln 1976; Caillol *et al.* 1992).

2.2.2 *Radio-telemetry of juvenile hares*

Juveniles from litters of different ranks were trapped in the night using unbaited boxes (Bray & Léonard 2000) during six trapping sessions from April to September each year. Each juvenile hare was sexed, weighed and fitted with ear tags (Presadom) and a radio-collar (TW-5 Biotrack, Wareham, UK and TXH-2, Televilt, Lindsberg, Sweden; 50g, 1500m range, battery life 16 months). Age at first capture was known from body mass and skull length and was precisely measured for individuals less than 90 days old (see Bray *et al.* 2002; Bray *et al.* 2007 for more details). A total of 184 juvenile hares were trapped during the 3-year study. Radio-locations were

usually recorded once a week by triangulation and always during the day when most of the hares are resting in their den (Tapper & Barnes 1986).

To analyse the dispersal pattern, we considered only juveniles that were less than 90 days old at the time of their first capture to exclude immigrants (70% of dispersal events were recorded between the age of 120 and 180 days in the previous study), and they were monitored until at least 150 days old, when both males and females should have reached adult body weight (Caillol *et al.* 1992). According to these general rules, we selected only individuals that were monitored during three months at least and for a minimum of 10 locations (thereby avoiding potential bias in mortality due to capture, and potential ambiguity in movement pattern interpretation, respectively). We also excluded all individuals showing significant departure following the capture to not confound natural dispersal from possible trapping-induced dispersal ($n=13$). At the end of these steps, the dataset was composed of 95 individuals (47 males, 48 females), their ages at first capture ranging from 28 to 86 days, and monitoring duration from 90 to 305 days. Since the present study concerns only natal dispersal behaviour, we did not consider movements following the 1st March of the year following the birth year because all juvenile hares were supposed to have bred at least once during this time (Marboutin *et al.* 2003).

2.2.3 Dispersal measurements

We identified the four main dispersal patterns described in McShea and Madison (McShea & Madison 1992) and previously used in Bray *et al.* (2007). The first ones were philopatric patterns: “stationary” where each successive individual home-ranges highly overlap previous ones; and “explorer” which corresponds to a “stationary” pattern with temporary excursions outside the usual home-range (Fig. 5A). The second ones related to disperser patterns: “shifter” where successive home-ranges gradually shift and move away from previous ones over time (Fig. 5B); and “one way” where the individual suddenly changes its home-range to establish permanently in a disjunctive one (Fig. 5C). For the sake of objectivity in movement pattern interpretation, we estimated the minimal dispersal distance (DD_{min}) in our population to identify the birth site, exclude possible trapping induced dispersal and confidently assert dispersal (see Appendix 2.6.1). Assuming circular home-ranges, we estimated DD_{min} using all locations of stationary adult hares monitored during the 3-year study in our population (Fig. 6A) ($n=42$, range of number of locations = 10-73, range of monitoring duration = 121-495 days). We chose

the 95% quantile from the distribution of the distances of all adult locations from their respective arithmetic centre as the DD_{min} ($DD_{min} = 588\text{m}$) (Fig 2B). We confidently used a common DD_{min} since adult home-range size was not affected by local density in our population (Appendix 2.6.2). Furthermore, the birth site of each hare was estimated using the first locations following the capture and remaining within the circle radius equal to the DD_{min} around their arithmetic centre. We also calculated an index of the shift of home-range over time (HRS), which gave the natal dispersal distance (NDD) for disperser patterns (Appendix 2.6.1).

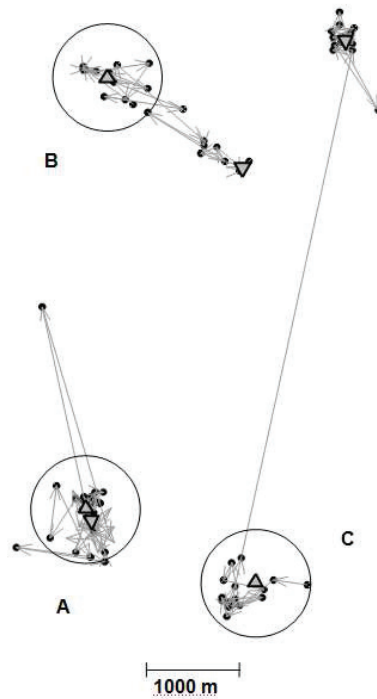


Figure 5. Examples of dispersal movements in hares in three behavioural groups: **A:** philopatric « explorer » pattern, **B:** « shifter » disperser, **C:** « one-way » disperser. Large circle represents the DD_{min} around the centre of the estimated birth site (point-up triangle). The point-down triangle marks the arithmetic centre of locations used as the settlement place.

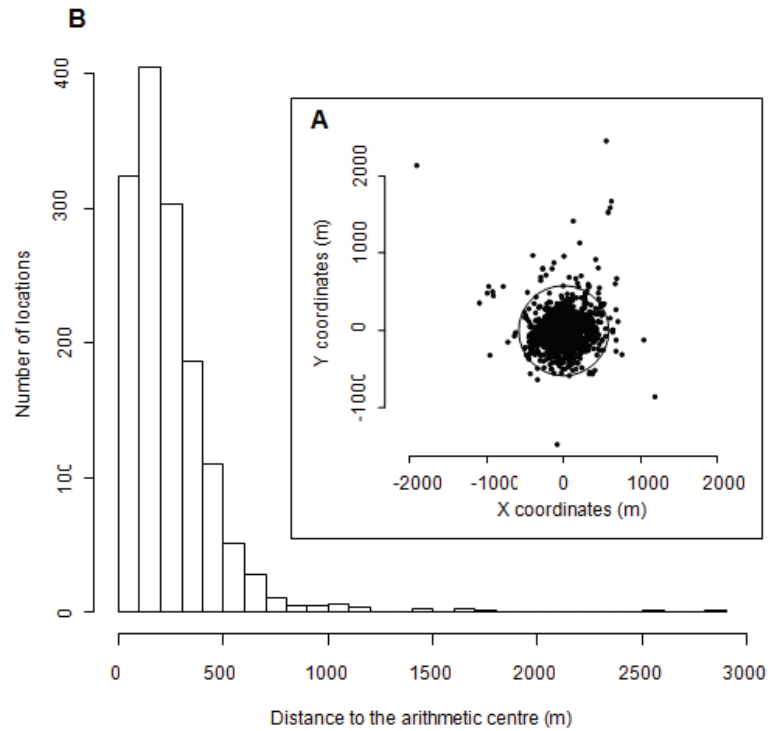


Figure 6. **A:** Graphical representation of all adult locations centred on their respective arithmetic centre. **B:** Distribution of the distances of locations of all adults from their respective arithmetic centre ($n=42$ adults). The circle radius of 588m centred on the arithmetic centre in A encompasses 95 % of the whole set of locations.

2.2.4 Local density estimation

Hare densities were estimated each year at the beginning of the breeding season (February) using spotlight point transect which sampled over 94 counting points located on average every 800m within the study area. Local heterogeneity in hare densities did not allow us to define within the study area clear distinct zones with unambiguous density differences. Hence we chose to estimate local density for each individual using the seven closest count points around the centre of their previously defined birth site. Local density for each juvenile hare reflected the parents' local density in an area of about 200 ha (*i.e.* a circle of radius about 800m), which represented more than 1.3 fold the DD_{min} in our population.

We used the software DISTANCE to obtain estimates of local density (Laake *et al.* 1994). Before specifically estimating local densities, we first searched for the best model fitting the detection function to be used within the study area (Buckland *et al.* 1993; Laake *et al.* 1994). For this purpose, we divided the study area into two zones by distinguishing the northern part and

the southern part that apparently differed in density level. Then, using the Akaike Information Criterion, AIC (Burnham & Anderson 2002), we selected the best model fitting the detection function in these two zones, taking account of an effect of the year. In each zone the best fits to the detection function were obtained using the “Half-normal” model (Buckland *et al.* 1993). We thus systematically used that model for each group of seven count points to estimate local density for each individual. Model fits were also looked at using goodness of fit for each group of seven count points. Significant departure from the theoretical estimates given by the model were observed in 14 of the 95 individuals ($p < 0.05$). We re-ran the analyses described below, excluding those 14 individuals, and the effect of the factors remained the same (results not shown).

2.2.5 Statistical analysis

Factors affecting HRS and NDD

We tested for the effect of *Year*, *Density* and *Sex* on the HRS performed by philopatric hares and the NDD for disperser hares separately, using linear models. Because the distribution of original values was highly skewed, data was log-transformed before analysis. Model selection was performed using a backward stepwise procedure, down to the simple effect of the model using F-tests and R software 2.8 (R Development Core Team 2004). We did not test for the three-way interaction terms due to lack of biological relevance and sparseness of the data. The effect of the year was always seen in an additive way only (we assumed that all possible effects interacting with the year would not be of great importance). Overall we only tested for the two-way interaction terms including sex, and the general starting model was $Year + Density * Sex$.

Factors affecting dispersal rate

We specifically looked for the effect of *Year*, *Density*, *Sex* and *Age* on the probability for a hare to disperse. We modelled the age as a two-level factor. The first age-class was constituted of hares of less than 5 months. Before this age most juveniles were reproductively inactive while most of them had reached adult size. The second age-class was composed of juveniles of more than 5 months old and most of them reproductively mature (Lincoln 1976; Caillol *et al.* 1992). Since the age effect might be confounded with plausible hunting-induced dispersal, we also took into account the *Period* of the year (hunting *vs.* non-hunting). The period was modelled as a two-

level factor. March-September was the non-hunting period, and October-February corresponded to the hunting period (hare shooting and roe deer drive hunts). We analysed the determinism of dispersal probability in two separate analyses since we were not able to estimate either an age or a period for the timing of dispersal in “shifter” dispersers.

In the first analysis, we tested for the effects of *Year*, *Sex* and *Density* on dispersal probability using logistic regression models (GLM) with a binomial response variable (1, “shifter” and “one-way” dispersers; 0, philopatric hares). Model selection was performed using a backward stepwise procedure and χ^2 tests to select or remove factors starting from the general model $Year+Density*Sex$.

In the second analysis, we modelled the probability for a hare to make a “one-way” movement, adding the age and the period to the previous factors and excluding “shifter” hares from the dataset. We used the time corresponding to the last location recorded at less than 588m (*i.e.* $<DD_{min}$) from the centre of the birth site as the date of “one-way” dispersal. In this second analysis, the response variable was the presence-absence of a “one-way” movement for a given combination of period and age. Hence, there could be up to three successive observations per hare. Hares that had dispersed were removed from the dataset because “one-way” movement only occurred once.

Given that the dataset was made of repeated measures we should have used Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) or Generalized Estimating Equations (GEEs, Liang & Zeger, 1986) to take into account correlation of observations within a same individual. However, using GEEs with either an “exchangeable” or “unstructured” correlation matrix gave similar parameter estimates and standard errors than a standard logistic regression or its equivalent GEEs with an “independent” correlation matrix (Appendix 2.6.3). Actually, this was mainly due to the fact that the correlation parameters estimated with an “exchangeable” (ρ_{exch}) or “unstructured” correlation matrix (ρ_{unstr}) were weak ($\rho_{exch} = 0.001$; $-0.033 < \rho_{unstr} < 0.046$, respectively), thus suggesting that correlation among individuals was negligible in our dataset. We therefore used a standard logistic regression to fit the data for practical reasons. Model selection was performed using a backward stepwise procedure starting from the model $Year+Period+Density*Sex+Density*Age$, and the well known Likelihood Ratio Test (LRT) to select or remove factors. We did not test for all the two or all the three-way interactions due to the lack of biological relevance and the sparseness of the data. In particular, we did not test for the interaction $Sex*Age$ because the dataset was highly unbalanced between the levels of those

factors (“one-way” movements occurred mainly in males). The effects of *Year* and *Period* were seen in an additive way. For the two analyses, we used R software 2.8 (R Development Core Team 2004) to perform model selection and the “Geepack” package for R software 2.8 (Halekoh *et al.* 2006) to estimate correlation of observations within individuals.

2.3 Results

2.3.1 Pattern of dispersal and NDD

Among the 95 selected individuals, eight were excluded from the analyses because they were recorded beyond the DD_{min} during the two months preceding the end of the monitoring and we could not reliably classify the last movement into temporary excursion or late dispersal (Appendix 2.6.2). Among the 87 remaining individuals, 57 displayed philopatric patterns (either “stationary”; $n=26$ or “explorer” $n=31$). Seven individuals exhibited a “shifter” pattern, leaving gradually the birth site. Finally, 23 juvenile hares performed a sudden “one-way” movement and settled in a disjunctive home-range.

The HRS for philopatric hares was generally less than 600m (median= 258.1) (Fig. 7). Fifty three individuals out of the 57 philopatric hares performed movements of less than 600m on average around the birth site, whereas 4 individuals performed temporary excursion leading to a greater expansion of home-range around the birth site (range 901-954m). On average, females tended to perform movements around the birth site of smaller amplitude than males (median= 210m and 339m for females and males respectively), but the difference only approaches significance ($F = 4.895$, $df = 1$, $p = 0.07$). On the other hand, we did not find any effect of *Year*, *Density* and all the two way interactions terms on the HRS (all $p>0.23$).

Concerning disperser hares, the median of their NDD was 1096m (range 846-1770m) and 3469m (range 704-8916m) for “shifter” dispersers and “one-way” dispersers respectively (Fig. 7). We did not find any significant effect of *Sex*, *Density*, *Year* nor of the two-way interactions terms on the NDD (all $p>0.27$). However, keeping in mind that philopatric females tended to perform movement around the birth site of smaller amplitude than males, one should note the reverse tendency in dispersing hares (median NDD= 3002m and 2040m, for females and males respectively) (Fig. 7).

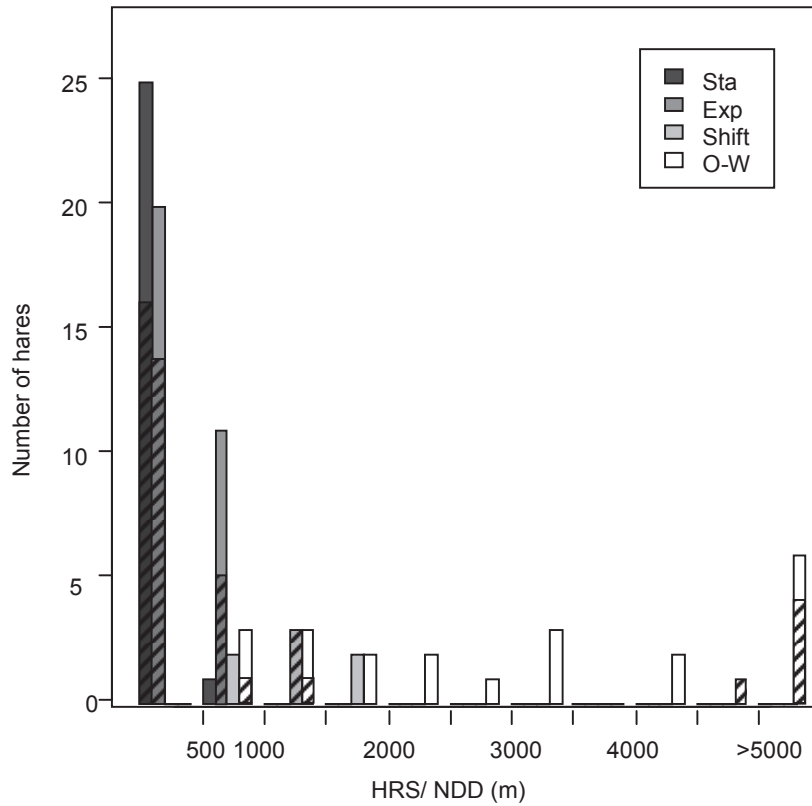


Figure 7. Shift of home-range (HRS) around the birth site for philopatric hares (-Sta- “stationary” and -Exp- “explorer” patterns) and Natal Dispersal Distances (NDD) in dispersing hares (-Shift- “shifter” patterns and -O-W- “one-way” disperser patterns). Hatched bars indicate females.

2.3.2 Factors affecting natal dispersal rate

In the first analysis, modelling the dispersal probability using “one-way” and “shifter” dispersers and starting from the model with the two-way interaction terms Year+Density*Sex, showed a significant effect of the sex ($\chi^2 = 6.286$, $d.f. = 1$, $p = 0.012$). Neither Density, nor Year, nor the two-way interaction terms were significant (all $p > 0.39$). The best model showed that natal dispersal was mainly sex-biased, with a greater propensity to disperse in males (0.48 ± 0.08 , 0.22 ± 0.06 for males and females respectively).

The second analysis, modelling the probability for a hare to make a “one-way” movement and adding the age-class and the period when dispersal occurred, confirmed the

previous effect of the sex ($\chi^2 = 5.95$, $d.f. = 1$, $p = 0.015$; Table 1) and we found a highly significant effect of the age-class ($\chi^2 = 8.18$, $d.f. = 1$, $p = 0.004$; Table 1), most of “one-way” movements occurring before the age of 5 months. In contrast, neither the Year, nor the Period, nor Density, nor the two-way interactions terms were significant (all $p > 0.15$). Therefore, the absence of significant increase in the proportion of “one-way” movements during the hunting period ensures that the previous effect of the age cannot be confounded with plausible hunting-induced dispersal (Table 2). Overall, natal dispersal probability in juvenile hares was mainly explained by the sex and the age-class in an additive way, with dispersal events occurring preferentially in males and in the first age-class (<5 months).

Table 1. Effects of the *Year*, *Sex*, *Age*, *Density* and *Period* on the proportion of “one-way” dispersal movements. Tests for the effect of the factors were performed using the likelihood ratio test (LRT), following a backward stepwise procedure. Significant effects ($p < 0.05$) are shown in bold characters.

| Model | Specific LRT for | LRT (d.f.) <i>p</i> -value |
|--|-----------------------------|--------------------------------------|
| Logit(Disp.) = <i>Year</i> + <i>Period</i> + <i>Density</i> * <i>Sex</i> + <i>Density</i> * <i>Age</i> + ε | <i>Density</i> * <i>Age</i> | 0.01 (1) $p=0.92$ |
| Logit(Disp.) = <i>Year</i> + <i>Period</i> + <i>Age</i> + <i>Density</i> * <i>Sex</i> + ε | <i>Density</i> * <i>Sex</i> | 0.31 (1) $p=0.58$ |
| Logit(Disp.) = <i>Year</i> + <i>Period</i> + <i>Density</i> + <i>Sex</i> + <i>Age</i> + ε | <i>Density</i> | 0.05 (1) $p=0.83$ |
| Logit(Disp.) = <i>Year</i> + <i>Period</i> + <i>Sex</i> + <i>Age</i> + ε | <i>Year</i> | 3.86 (2) $p=0.15$ |
| Logit(Disp.) = <i>Period</i> + <i>Sex</i> + <i>Age</i> + ε | <i>Period</i> | 0.55 (1) $p=0.46$ |
| Logit(Disp.) = <i>Sex</i> + <i>Age</i> + ε | <i>Sex</i> | 5.95 (1) $p=0.015$ |
| Logit(Disp.) = <i>Sex</i> + <i>Age</i> + ε | <i>Age</i> | 8.18 (1) $p=0.004$ |

Table 2. Proportion of “one-way” dispersal events according to the age-class and the period of the year (non-hunting and hunting period).

| | < 5 months | \geq 5 months |
|--------------------|-------------|-----------------|
| Non-hunting | 18 % (n=87) | 0 % (n=26) |
| Hunting | 10 % (n=42) | 5 % (n=51) |

2.4 Discussion

Natal dispersal in our population of hares was male-biased. Males dispersed twice more than females on average (48% *vs.* 22%, respectively), regardless to the time of year (hunting *vs.* non-hunting period), whereas females moved the farthest although the between-sex differences were not significant. In addition, all juvenile hares dispersed before reaching sexual maturity (*i.e.* <5 months). These results are conclusive with the main findings of Bray et al. (2007) in Chareil-Montord, despite differences in habitat structure and farming practices between the two areas. The study area in Chareil-Montord was characterized by a matrix of crop fields, grassland and groves, whereas the study area in Maves was almost exclusively composed of crop fields. However, contrary to Bray et al. (2007), we did not find any evidence for a relationship between density of birth site and dispersal. Since both the rate, the sex-bias and local density were similar

to that found in the high density non-hunting zone of Chareil-Montord, our results indicate that the natal dispersal pattern in hares is influenced by density rather than hunting.

Sex-biased and age-related dispersal in hares

The observed male-biased dispersal in our study was consistent with most studies on polygynous-promiscuous mammals (Gundersen & Andreassen 1998 in root voles *Microtus*; McLellan & Hovey 2001 in the brown bear *Ursus arctos*; Devillard *et al.* 2004 in stray cats *Felis silvestris catus*; Macdonald *et al.* 2008 in the European badger *Meles meles*) and lagomorphs (Kunkele & vonHolst 1996; Gillis & Krebs 1999; Bray *et al.* 2007). Indeed, a sex-bias is expected to avoid inbreeding with kin, whereas the identity of the main dispersing sex should depend on between-sex asymmetries in the intra-sexual competition for resources (Greenwood 1980; Dobson 1982; Perrin & Goudet 2001). Hares are solitary mammals except during the mating season. Males do not monopolize females and do not provide parental care but they do face numerous sexual competitors as is well illustrated by males chasing one another to attain dominance and access to breeding females during spring (Cowan & Bell 1986). Thus, consistently with Bray *et al.*'s conclusions, inbreeding avoidance and mate competition are likely to be the main ultimate causes of dispersal in males. In contrast, females do not compete with other females for mating opportunities but they do devote more in reproduction as they may have several litters in the year. Hence, even if inbreeding avoidance may also play a role in female dispersal, local competition for non-sexual resources, such as food and shelter for instance, probably exert more influence on their decision to disperse (Perrin & Mazalov 1999; Perrin & Goudet 2001). Distances to attain breeding sites with different ecological characteristics compared to that of the birth site are expected to be at least greater than the distances travelled to avoid the social context of the birth site and interactions with relatives (Ronce *et al.* 2001). Bray *et al.* (2007) suggested that the "ecological" natal environment should influence more female dispersal than male dispersal since females were shown to move farther than males and well beyond the minimal dispersal distance required to avoid interactions with relatives (10 fold more). We did

est NDDs were always recorded for females (*e.g.* 5/10 females dispersed over 4000m, *vs.* 4/20 in males) which reinforces the idea that females should avoid both the social context of their birth site and probably other factors working at the level of the distances moved, such as particular ecological characteristics of the habitat.

Among the proximate factors influencing the decision of juvenile hares to disperse, disturbances related to hunting of hares and other game species did not affect the dispersal rate, which corresponds to Bray et al's findings. (2007). On the other hand the timing of dispersal was strongly linked to the age-class. In our population, juvenile hares dispersed preferentially before the age of 5 months (78%, range = 66-114 days), when they were not yet reproductively mature. Most hares were born after April so that they should reach puberty only the following year (Lincoln 1976; Caillol *et al.* 1992). Thus, proximate factors related to competition with conspecifics for sexual resources should probably exert poor influence on the timing of departure. In contrast attainment of a threshold body mass or sufficient body reserves remain the most likely factors triggering dispersal.

No evidence for density-dependent dispersal

Contrary to our expectations, neither dispersal rate nor dispersal distances were affected by local density. First, one obviously plausible reason for lack of density dependence in our population may be the lack of strong heterogeneity in local densities especially during the last two years of the study. Nevertheless, during the first year of the study, when local density showed the greatest heterogeneity within the study area (range = 14-70, 27-46, 32-53 hares/km² during year 2003, 2004, 2005 respectively), dispersing hares were recorded over the whole range of local densities, which could suggest therefore that local density has no strong effect on the dispersal propensity in our hare population.

Second, lack of density effect may depend on the spatial scale used for estimating densities. Good fits of the "half-normal" model and good coincidence with raw data counts confirmed the reliability of our results. On the other hand, one may also discuss the biological relevance of the spatial scale used. Our choice was guided by the particular spatial distribution of hares, which tend to aggregate (Marboutin & Aebischer 1996; Marboutin & Péroux 1999). Since the area used to estimate local density (200 ha) was greater than an adult home-range size (Reitz & Leonard 1994; Marboutin & Aebischer 1996; Bray 1998; Rühle & Hohmann 2004), and since it always encompassed the entire set of locations used for defining the birth site, we emphasize that the spatial scale used has strong biological meaning and may not explain the absence of any relationship between conspecific density and dispersal in our population.

Third, another explanation might be that March counts used for estimating local density around the birth site of each hare, gave a biased picture of the real density context encountered

by hares at birth or at the time of dispersal, especially for those born late in the season (*e.g.* May-July). For instance, since adult home-ranges may shift by about 200m for a 6 month period (Reitz & Leonard 1994; R  he & Hohmann 2004), local densities in March may poorly reflect the true social context of each juvenile hare. We removed this potential bias, since adults monitored in our population were highly stationary. On the other hand, local differences in adult mortality and fecundity following March counts could also give a false picture of each juvenile hare's density context. For instance, spatial heterogeneity in fecundity and increasing density along the season would probably distort the range of densities during the study period.

However, under the hypothesis that local density would not show too great a fluctuation in time during the months following March counts, natal dispersal rates (48% *vs.* 22% for males and females respectively) remain comparable with estimates of Bray *et al.* (2007) in the non-hunting zone (41% *vs.* 26 % for males and females respectively), where density was nearly equal to the average density in our population over the study period (49 hares/km² *vs.* 41 hares/km² respectively). Since the non-hunting zone of Chareil-Montord and our study area differ mainly in hunting pressure and in the habitat matrix, our results suggest that the natal dispersal rate in European hare is not affected by those factors.

Conclusions and future directions

Our study strengthens the idea that natal dispersal in the European hare is a ubiquitous and common process, which occurs mainly in immature individuals and twice more in males than in females. Inbreeding avoidance and mate competition appear as the main ultimate causes of dispersal in males, whereas local resource competition should probably exert more influence on female dispersal. However, proximate causes of dispersal in females remain poorly understood. Habitat suitability might be an important factor driving female dispersal. In particular, availability of shelters such as hedges or groves could be of particular interest to females for protecting newborns from predation, especially in species such as the European hare living in open landscapes. We did not take into account the ecological characteristics of the habitat in the analysis of the dispersal pattern. The fields were the smallest landscape entity in the study area, and we assumed that the overall habitat diversity encountered over the study area was homogenous from one hare to another at least in terms of resource availability or landscape elements, since a hare home-range overlapped about 3 to 8 different fields. On the other hand, anthropogenic disturbances (road traffic, hunting pressure) are probably more heterogeneous

over the study area, even locally at the level of a hare home-range and could influence the dispersal process.

Furthermore, we did not find any relationship between local density and dispersal of juvenile hares. Dispersal in hares seems to respond more to the “social environment” rather than hunting pressure. The dispersal rate in our population was indeed similar to that found in the non-hunting zone of Chareil-Montord which showed similar hare density, but it remained lower than the dispersal rate found in the low-density hunting zone of Chareil-Montord (Bray *et al.* 2007). Nevertheless, the lack of density effect could arise either from a lack of strong heterogeneity in local densities, a biased picture of each hare’s density context or both. Hare densities show high variability both at small spatial scales and fine temporal scales (Kovacs & Heltay 1981). For instance, density may increase along the season due to recruitment of individuals (birth and immigration). Including variations in density during the breeding season and taking into account the litter rank of each individual would be of great interest to provide more insight into the mechanisms underlying a hypothetical density-dependent dispersal in hares and in the broader context of the dynamics of populations in species with a long breeding season.

2.5 Acknowledgments

This study was supported by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) and the Fédération Départementale des Chasseurs du Loir-et-Cher (FDC-41). Many thanks are due to S. Devillard, P. Aubry, H. Santin-Janin, T. Vergoz and two anonymous referees for their advices and helpful suggestions on previous versions of the manuscript. We also thank C. Carter and H. Donald who polished up the English. We are especially grateful to the people who worked to collect the data: L. Barbier, Y. Bray, C. Grimaldi, A. Jouaux, F. Lasguigne, K. Le Tohic, S. Longis, S. Marchandean, I. Mary, B. Mauvy, A. Roussel, A. Roobrouck, A. Thevenot, and all the agents of the ONCFS of Loir-et-Cher. Many thanks are due to J.L. Fesneau and J.P. Blot, who helped us to conduct the field work, but also to farmers and hunters of La Chapelle and Maves and their respective presidents J.C. Dodin and M. Huard. We are also grateful to G. Mettaye and S. Chantecaille of the FDC-41.

2.6 Appendices

2.6.1 Birth site, movement pattern classification and dispersal distances

Birth site

We used DD_{min} to estimate the birth site which was unknown and could not be summarized to the trapping location both because the animal may have been trapped during temporary excursion and because the trapping location was a nocturnal point. We used the first locations (minimum number of locations = 2; trap location and first relocation) remaining within a circle radius of 588m from their arithmetic centre to define the birth site for each juvenile hare. Hence, the circle worked as a confidence interval for the estimated centre of the birth site. Using this approach, locations outside a circle radius of DD_{min} around the birth site, *i.e.* beyond 588m from the arithmetic centre of the birth site, were interpreted as unordinary or dispersal movements. To take into account possible trapping-induced dispersal, we excluded individuals that were relocated at more than 588m from the trapping point and that were always seen beyond 588m from the birth site soon after ($n=13$).

Home-Range shift and expansion

Home-range stability is achieved when the individual performs ordinary movements or when the disperser settles in a new area, that is to say when home-range does not widen or shift anymore over time. To have an index of the shift/expansion of home-range along the radio-monitoring, we computed at each time t the increasing inertia $I(X_t)_{C_{t-1}}$:

$$I(X_t)_{C_{t-1}} = \frac{1}{N_t} \sum_{i=1}^{N_t} (d(X_i), C_{t-1})^2$$

where :

- N_t : number of locations at t
- X_t : locations at t
- C_{t-1} : arithmetic centre at $t-1$
- $d(X_i), C_{t-1}$: distances of all locations at t from the arithmetic centre at $t-1$.

As the animal moves away from the previous cloud of locations and its arithmetic centre, *i.e.* its previous home-range, $I(X_t)_{C_{t-1}}$ increases. Conversely, when the animal performs

ordinary movement at t that do not lead to a shift and/or expansion of home-range anymore, $I(X)_{C,t-1}$ decreases. Using this measure, we assumed that home-range stability and so settlement start since $I(X)_{C,t-1}$ has reached a maximal value until the end of the monitoring (Fig. 8).

Dispersal classification and Natal Dispersal Distances (NDD)

Once we had defined the birth site for each juvenile hare, we could identify four kinds of movements (Fig. 9). First, a juvenile might remain around the centre of the birth site below DD_{min} throughout the monitoring period, and second, a juvenile could make movements beyond DD_{min} but returns and remains below later on. In those cases, individuals were classified as philopatric “stationary” or “explorer” respectively (Fig. 9). The third and fourth kind of movements related to individuals recorded beyond DD_{min} from the centre of the birth site at the end of the monitoring. In cases where the individual was recorded beyond DD_{min} for more than two months until the end of the monitoring period, without ever crossing it, we classified it as disperser “shifter” or “one-way” according to the shape of the movement pattern (Fig. 9). We chose a time-span of two months because excursions generally lasted less than 40 days, and hence, dispersal could be confidently disentangled from excursion. On the other hand, when the individual move beyond DD_{min} for less than two months until the end of the monitoring, dispersal was more ambiguous and we used the home-range shift to rise the ambiguity: when $\max(I(X)_{C,t-1})$ was reached before the individual was definitely recorded beyond DD_{min} from the birth site, for instance during temporary excursions preceding the last departure, we assumed that the last locations corresponded to ordinary exploration movements, and hence the individual was classified as philopatric (“explorer”) (Fig. 9). In contrast, if $\max(I(X)_{C,t-1})$ coincided with the last locations recorded beyond DD_{min} , the individual was non-classified and removed from the analysis because we were unable to disentangle excursion from late dispersal (Fig. 9).

Following this approach, the linear distance between the arithmetic centre of locations defining the birth site and the arithmetic centre of locations following the inertia peak reflected the average shift of home-range (HRS) for philopatric hares around their birth site due to temporary excursions for instance, while it measured the natal dispersal distance (NDD) for disperser hares.

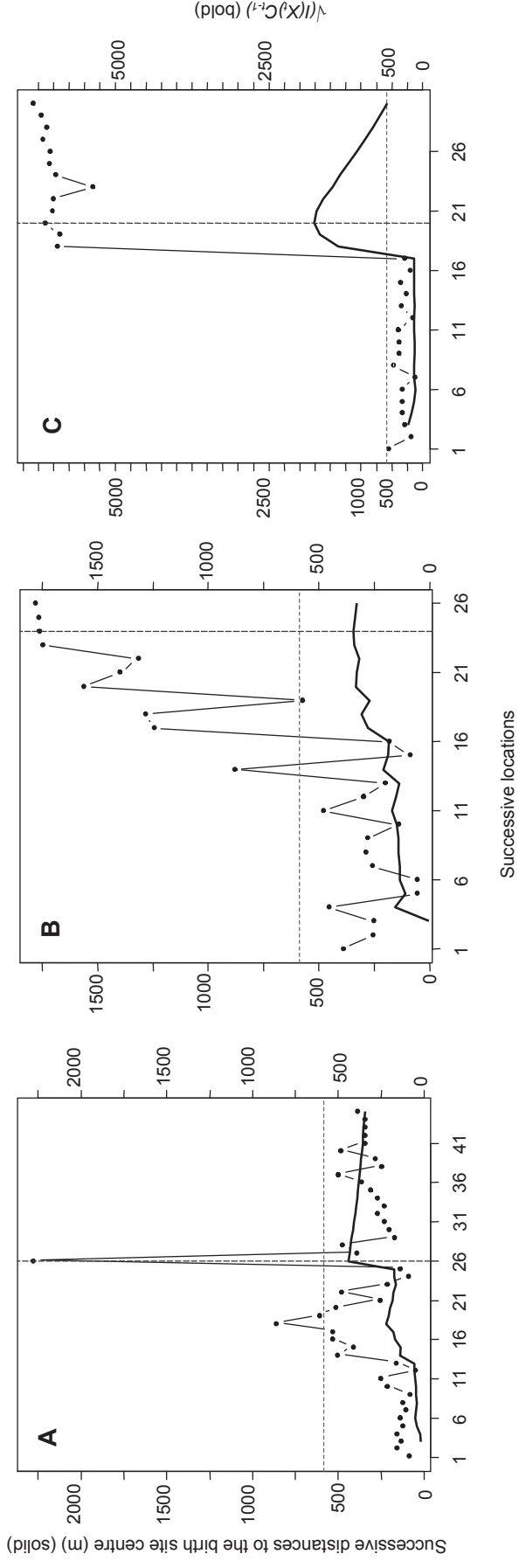


Figure 8. Evolution of the distances of the successive locations (solid line) from the birth site centre, and successive variances of the distances of all locations at t from the preceding arithmetic centre at $t-1$ ($\sqrt{I(X_j)C_{t-1}}$ bold line) in the three behavioural groups shown in figure 4: A: Philopatric “explorer”; B: Disperser “shifter”; C: Disperser “one-way”. Horizontal dashed line indicates the DD_{min} . The arithmetic centre of locations following the inertia peak (*i.e.* following the vertical dashed line) was used to define the settlement place.

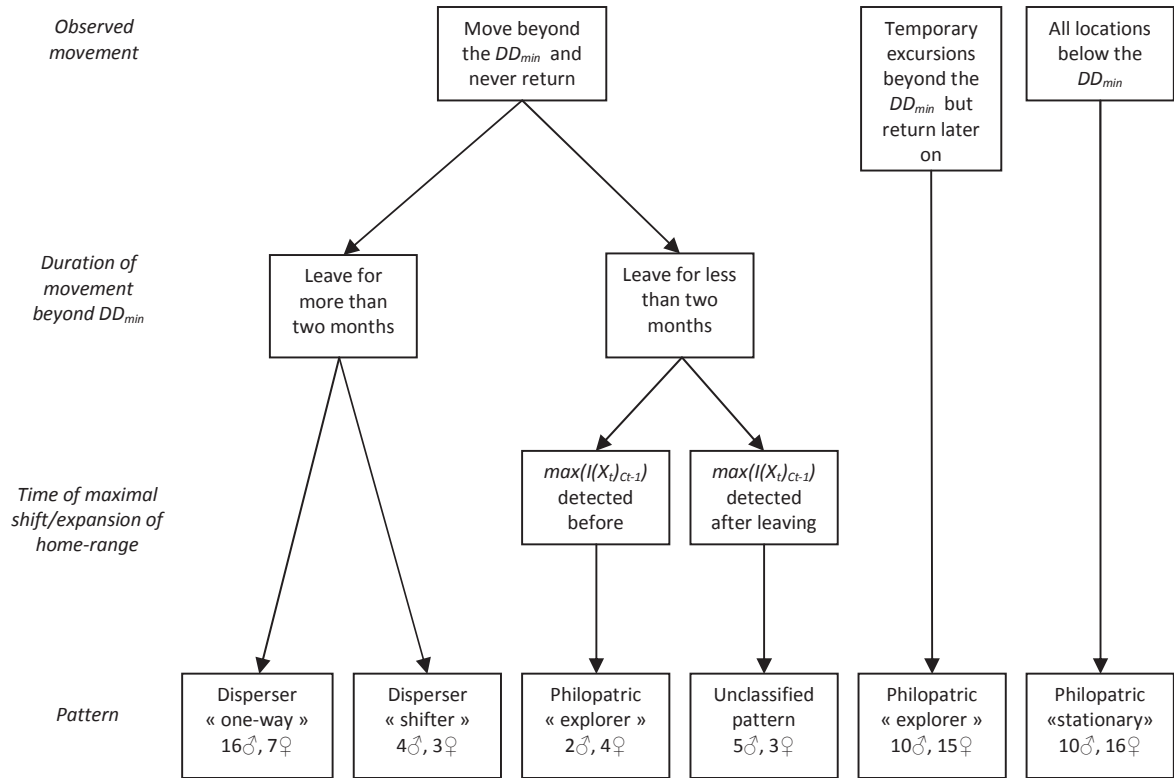


Figure 9. Decision rules for classifying the movement patterns into philopatric or dispersal patterns

2.6.2 Does adult home-range size depend on local density?

We reasonably expected a negative relationship between home-range size and density as is commonly shown in home range studies. We thus tested for the effect of local density on the adult home-range size in our population before using a common DD_{min} to assert excursion or possibly dispersal in the subsequent analyses.

Because of the well known increase of home-range size with increasing number of locations, we first selected all adults with sufficient number of locations to obtain reliable estimates of the home-range size using the incremental area analysis and the Minimum Convex Polygon (*MCP*) (Odum & Kuensler 1955; Kenward 2001). Adults were individuals marked as adults or individuals marked as juvenile and monitored during adult stages (*i.e.* > 180 days-old). Among the 44 adult hares, we excluded two adult hares showing two distinct core areas (clearly distinct areas separated by more than 2km possibly related to breeding dispersal). We then

performed the incremental area analysis using the 42 remaining adults. For each of the 42 adults, we performed 100 random samples of k locations (k varying from 10 to the total number of locations, with an increment of five) and for each value of k we computed the mean of the 95% *MCP* over the 100 random samples (Devillard *et al.* 2008). Hence, for each adult hare, the appropriate number of locations k_{opt} for estimating home-range size was selected as the minimum value of k for which the bootstrap estimates remain always at least equal to 95% of the home range size (95% *MCP*) estimated with the entire set of locations. Finally, we chose the median value of k_{opt} computed over all adults (*i.e.* 35 locations) as the minimum required number of locations to compute a reliable *MCP*₉₅, this in turn leading to 15 exploitable individuals.

We used linear models to test for the effect of density on home-range size. We estimated local density with distance sampling for each individual using the seven closest count points around the arithmetic centre of their locations. *MCP* estimates (95% *MCP*) were log-transformed before the analysis because the distribution of original values was highly skewed. We used the model $\log(MCP_{95}) = Sex + Density + \varepsilon$ to test for the effect of local density on the size of adult home-ranges using the 15 retained individuals. We did not find any effect of these two variables (all $p > 0.3$). This result was confirmed using all individuals ($n=42$) and the 100 % *MCP* with the model $\log(MCP_{100}) = nbloc + Sex + Density + \varepsilon$ where *nbloc* was the number of locations (all $p > 0.09$). As a result, we confidently used a common adult home-range radius to assert excursions and possibly dispersal in the subsequent analyses.

2.6.3 Parameter estimates of GEEs and Standard logistic regression used to model the departure probability in the second step (Table 3)

| | GEE | | GEE | | Standard | logistic |
|----------------------|--------------------------|-------------------|--------------------------------------|-------------------|-----------------------|-------------------|
| | “unstructured” matrix | correlation | “exchangeable” correlation matrix | | regression | |
| | Parameter estimate | Standard error | Parameter estimate | Standard error | Parameter estimate | Standard error |
| <i>Intercept</i> | -0.97 | 2.11 | -1.05 | 2.17 | -1.05 | 2.18 |
| <i>Year 2004</i> | -0.72 | 0.65 | -0.73 | 0.65 | -0.73 | 0.66 |
| <i>Year 2005</i> | 0.43 | 0.59 | 0.41 | 0.60 | 0.41 | 0.57 |
| <i>Hunt. period</i> | -0.31 | 0.47 | -0.32 | 0.48 | -0.31 | 0.52 |
| <i>Density</i> | -0.03 | 0.05 | -0.03 | 0.06 | -0.03 | 0.06 |
| <i>Sex: male</i> | -0.17 | 2.38 | -0.07 | 2.43 | -0.07 | 2.40 |
| <i>Age 2</i> | -1.21 | 1.29 | -1.17 | 1.26 | -1.16 | 2.99 |
| <i>Density*Sexe</i> | 0.03 | 0.06 | 0.03 | 0.06 | 0.03 | 0.06 |
| <i>Density*Age 2</i> | -0.01 | 0.03 | -0.01 | 0.03 | -0.01 | 0.06 |

3 Discussion complémentaire : un biais sexuel confirmé, une dispersion densité-dépendante à confirmer

3.1 Un patron de dispersion plastique

L'analyse du patron de dispersion du lièvre d'Europe en Beauce **confirme certains des résultats observés en Auvergne** : les taux de dispersion sont biaisés en faveur des mâles, les plus grandes distances de dispersion sont parcourues par les femelles et la plupart des jeunes quittent le lieu de naissance avant l'âge de 5 mois, c'est-à-dire avant l'acquisition de la maturité sexuelle (Lincoln & Mackinnon 1976; Caillol *et al.* 1986).

Malgré des différences socio-écologiques sensibles (type de culture, diversité des cultures et du paysage) la direction des biais sexuels dans les taux et les distances de dispersion reste globalement similaire à celle mesurée dans la population auvergnate. **Cette caractéristique fixe du patron de dispersion apparaît fortement liée à la structure sociale propre à l'espèce.** En accord avec les théories actuelles de l'évolution de la dispersion en système polygyne-promiscuiste (Greenwood 1980; Lambin *et al.* 2001), cette composante ubiquiste du patron de dispersion nous permet de confirmer avec un peu plus de certitude les forces ultimes déjà citées pour expliquer l'évolution de ce comportement chez le lièvre d'Europe (Chapitre 2).

Toutefois, le patron de dispersion chez cette espèce présente aussi une **composante plastique** illustrée par sa dépendance aux conditions socio-écologiques rencontrées par les individus. Cette dépendance aux conditions locales est remarquablement bien illustrée dans la population auvergnate où les jeunes se dispersent plus à faible qu'à forte densité. Elle apparaît *a priori* bien moins évidente dans notre travail puisque nous ne montrons cette fois-ci aucun lien entre la dispersion du jeune et la densité locale mesurée sur son site de naissance. Néanmoins, nous soulignerons la similitude des taux de dispersion observés à ceux mesurés dans la population non chassée de densité équivalente à celle rencontrée dans notre population. **La comparaison des deux études ne peut donc qu'affirmer un peu plus l'importance des**

conditions locales et notamment sociales, dans la variabilité du patron de dispersion observée chez cette espèce.

3.2 Dispersion densité-dépendante chez le lièvre d'Europe ?

L'absence de relation entre taux de dispersion et densité locale dans notre travail interroge quant à la validité des conclusions tirées dans l'étude précédente concernant l'influence de la densité sur la dispersion des jeunes lièvres. L'origine d'un tel résultat peut tenir 1) **dans une mauvaise identification de la variable influente**, la densité n'étant qu'une variable corrélée sans effet direct sur la dispersion mais confondue avec une variable cryptique influente (*e.g.* la pression de chasse), et/ou 2) **dans notre incapacité à détecter un quelconque effet de la densité sur une variation de taux et/ou distance de dispersion**. A la lecture de la discussion du premier article de ce chapitre, le lecteur aura compris que nous adhérons fortement à la seconde proposition. Nous proposons en effet trois *scenarii* non exclusifs pour expliquer l'absence de relation entre densité locale et dispersion.

Le premier repose sur la **faible hétérogénéité spatiale des valeurs de densités sur le site de naissance** (Fig. 10). Etant donnée la faible variance de ces valeurs (exception faite de la première année), **il est utopique d'envisager un quelconque effet de la densité locale sur les taux de dispersion**.

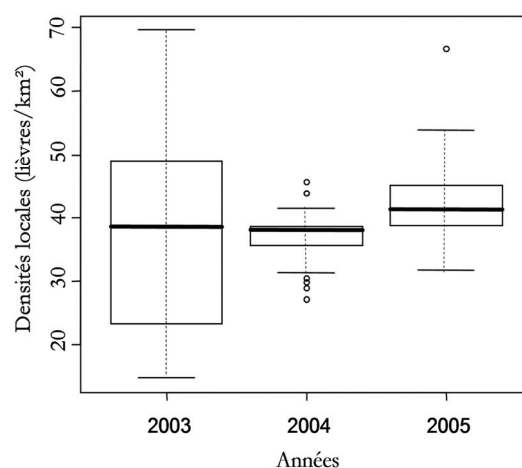


Figure 10. Densités locales observées sur les sites de naissance des individus au cours des trois années d'étude.

Le deuxième scénario a trait à **la pertinence de l'utilisation des comptages de février comme « proxy » de l'abondance sur les sites de naissance des individus au moment de leur dispersion**, soit environ 6 mois plus tard. Sauf exceptionnelles variations locales dans le recrutement et les taux de mortalité sur les quelques 750ha délimitant les zones de capture, nous nous attendons à ce que le paysage des densités reste similaire durant cette période.

Le dernier concerne **la pertinence de l'échelle spatiale utilisée pour estimer la densité locale**. Compte tenu de la distribution en agrégats des lièvres dans l'espace (Marboutin & Péroux 1999), confirmée par la faible autocorrélation spatiale des valeurs d'abondance mesurées sur les points de comptage, nous n'avons pu délimiter clairement sur le site des régions suffisamment larges et contrastées en termes de densité. De fait, nous avons délibérément choisi d'estimer localement la densité sur les sites de naissance à l'aide d'une fenêtre glissante afin de ne pas trop lisser le paysage des densités. *A posteriori*, cette approche ne s'avère pas des plus judicieuses. Nous soulignons tout le sens biologique de l'échelle spatiale utilisée pour estimer la densité sur le site de naissance (> domaine vital adulte). Toutefois, cette échelle nous impose d'utiliser seulement 7 points de comptage (voir maillage des points de comptage sur le site, Chapitre 2) pour ajuster une fonction de détection. Nous atteignons ici les conditions limites d'application des modèles (Buckland *et al.* 1993). De bons ajustements ont été possibles compte tenu du nombre de détections important par point de comptage, mais l'estimation devenait bien moins précise (intervalles de confiance larges) pour les sites de naissance situés dans des zones 'spot' où la densité d'individu était fortement élevée, mais inégalement répartie d'un point de comptage à l'autre.

Ces trois points constituent les faiblesses principales de notre travail et ne nous permettent pas de conclure avec certitude sur l'influence de la densité dans les départs des jeunes lièvres.

3.3 Importance des échelles spatio-temporelles dans l'évaluation de la densité-dépendance

Les *scenarii* proposés pour expliquer l'absence de relation entre densité et dispersion dans notre travail, illustrent toute la difficulté rencontrée par le biologiste dans la mise en évidence d'un processus densité-dépendant lorsque celui-ci **dépend étroitement des échelles spatiales**

et temporelles de mesure. Ces problèmes d'échelles ont largement été invoqués dans la littérature pour expliquer la variabilité des résultats observés d'une espèce à l'autre, et parfois même pour une même espèce, dans la direction de l'influence de la densité sur la dispersion (Ims & Hjermann 2001; Lambin *et al.* 2001; Matthysen 2005).

Tout d'abord, **l'échelle spatiale définissant la philopatrie d'un individu peut être fortement dépendante des conditions de densité locale rencontrées sur le site de naissance.** Comme nous l'avons déjà avancé, si l'évitement de la consanguinité et des compétitions entre apparentés sont les principales causes de la dispersion du jeune, ce dernier n'aura probablement nullement besoin de parcourir de très grandes distances pour échapper aux conditions sociales de son site de naissance. A l'inverse, à faible densité, le jeune devra sans doute se disperser plus loin s'il veut se détacher des conditions sociales d'origine et s'apparier avec un congénère non-apparenté.

Les études sur la dispersion se trouvent souvent confrontées au problème imposé par la définition de l'échelle spatiale de la philopatrie (Kenward *et al.* 2002), et ce d'autant plus chez les espèces nidifuges pour lesquelles il n'est pas toujours évident de connaître la localisation précise du site de naissance (McShea & Madison 1992). Il est généralement d'usage de prendre le rayon, ou un multiple du rayon d'un domaine vital adulte, pour définir la distance minimale de dispersion et d'assigner sur la base des patrons déplacements ou des distances parcourues, le statut dispersant ou philopatrique des individus (*e.g.* chez les oiseaux (Kenward *et al.* 1993; Soutullo *et al.* 2006; Cadahia *et al.* 2008), chez les reptiles (Massot & Clobert 1995) ou encore chez les mammifères (Selonen & Hanski 2006)). Cependant, le recours à une distance minimale de dispersion commune à tous les individus devient fortement discutable dans un contexte spatialement hétérogène en termes d'abondances, car il peut conduire à une sous-estimation de la fraction dispersante réelle à forte densité. Afin de s'affranchir des problèmes liés à la catégorisation des individus, il est commun d'évaluer directement l'influence de la densité sur les distances de dispersion parcourues par les individus (Gaillard *et al.* 2008). Dans notre travail, les distances réalisées par les jeunes apparaissent, tout comme les taux de dispersion, indépendantes de la densité locale rencontrée sur le site de naissance. Toute l'incertitude concernant l'influence de notre classification dans les conclusions tirées est donc ainsi écartée.

La mise en évidence d'un phénomène densité-dépendant repose aussi sur l'échelle temporelle à laquelle le processus comportemental répond à une variation des conditions environnementales. Il existe en général de nombreuses chaînes de réaction entre la détection du

changement, sa perception, son intégration et la genèse du comportement (Dufty & Belthoff 2001; Ims & Hjermann 2001) entraînant *ipso facto* un retard plus ou moins long dans la réponse comportementale à une variation de la densité. Un retard dans la réponse comportementale peut être observé si son déclenchement repose prioritairement sur des changements internes provoqués par les variations des conditions environnementales (Ims & Hjermann 2001). Comme nous l'avons vu dans l'introduction de cette thèse, la dispersion peut être déclenchée à forte densité par une augmentation du taux de glucocorticoïdes internes (Dufty & Belthoff 2001) et/ou des variations de la condition physique (Lens & Wauters 1996), ces changements internes étant provoqués en amont par une augmentation du niveau de compétition liée à une pénurie locale des ressources par exemple. Par conséquent, tant que la disponibilité des ressources et le niveau de compétition n'entraînent pas de changements internes, la dispersion de l'individu ne sera pas déclenchée.

Ce type de réponse de type « tout ou rien » entraînant inévitablement un retard dans le déclenchement du comportement a non seulement été suggéré pour expliquer des résultats parfois contradictoires concernant l'influence de la densité sur la dispersion, mais aussi pour expliquer les fréquentes oscillations démographiques observées chez les insectes ou chez les micromammifères (Stenseth & Lidicker 1992b). Dans notre travail, étant donné que la densité mesurée sur le site de naissance précède de quelques mois le départ des individus, il semble peu vraisemblable qu'un retard de la réponse comportementale à la densité ait pour conséquence l'absence observée de relation entre taux/distances de dispersion et densité.

3.4 Paysage du risque, stress local et dispersion

Le lecteur aura sans doute remarqué que l'influence des parcelles non chassées dans la dispersion des jeunes lièvres n'a pas été prise en compte dans ce premier travail. La raison de ce choix est simple et repose seulement sur le fait que **les sites de capture des individus retenus étaient tous en dehors de ces parcelles ou localisés à proximité de ces zones que pour très peu d'entre eux**. Aussi, la majorité des mouvements de dispersion précédant l'ouverture annuelle de la chasse, il nous aurait été difficile de quantifier une quelconque influence de la chasse si « effet chasse » il y a. Toutefois, nous reconnaitrons que la proximité du site de naissance avec une parcelle non-chassée puisse avoir des conséquences indirectes sur la

dispersion du jeune et ce même si le jeune se disperse avant les premiers tirs de fin Septembre. La stabilité spatio-temporelle des zones chassées peut générer un paysage du risque spatialement hétérogène pouvant se traduire par des différences locales de la qualité et de l'état interne des individus (*e.g.* pour des effets indirects de la prédation et du stress sur la survie du lièvre à raquette *Lepus americanus* (Sheriff *et al.* 2009)). Les individus résidant à proximité des zones refuges peuvent par exemple présenter un niveau de stress basal plus faible que ceux installés en zones chassées. Nous avons vu que les hormones glucocorticoïdes jouent un rôle important dans la construction du phénotype dispersant (Chapitre 1). Ces dernières sont cependant bien plus connues pour leur implication dans les situations de stress, et sous cet angle, **une hétérogénéité locale du niveau de stress basal des individus pourrait en partie générer des variations locales dans la propension à la dispersion.** Ce phénomène serait d'autant plus fort si les adultes résidants, de par leur état interne, influencent la décision de dispersion du jeune (dispersion forcée) ou manipulent le phénotype de leur descendance. Chez le lézard vivipare, la condition de la mère est par exemple impliquée dans le déterminisme prénatal du phénotype dispersant (Massot & Clobert 1995; Meylan *et al.* 2000; Meylan & Clobert 2005; Meylan *et al.* 2007). Même si dans le cas du lièvre d'Europe, tout reste à montrer concernant l'influence de la chasse sur l'état interne des individus, et l'influence des parents sur la décision de dispersion, il est intéressant de noter qu'une femelle, compte tenu de ses expériences passées en zones chassées, auraient tout intérêt à promouvoir le départ du jeune plus qu'une mère localisée à proximité d'une zone refuge et ce d'autant plus si le paysage du risque reste prédictible dans le temps et dans l'espace. Remarquons enfin que cette hypothèse pourrait en partie expliquer les résultats observés en Auvergne où les jeunes se dispersaient plus en zone chassée qu'en réserve. **L'intégration de l'effet de la distance aux zones refuges sur les variations des taux et distance de dispersion, ainsi que des mesures objectives du stress engendré par le paysage du risque chez le lièvre d'Europe, sont des perspectives à évaluer dans des études futures.**

4 Are conspecifics the main driver of settlement decision of juvenile dispersing European hares?

(Draft)

Alexis Avril, Jérôme Letty, Yves Léonard, Clément Calenge and Dominique Pontier

Abstract. The role of conspecific and habitat has led to major debates in dispersal and habitat selection studies. Increasing abundance is generally expected to promote dispersal, but inverse density-dependent dispersal has also been observed. Some works predict that inverse density-dependent dispersal may be the result of a free selection of high densely occupied patches by dispersers because density reflects the intrinsic patch quality.

In the European hare, natal dispersal has been suggested to be inversely related to the density. In addition, female dispersal was suggested to be related to the search of particular habitat features acting as suitable breeding places. In the present work we have investigated whether juvenile dispersing hares select for particular habitats in terms of conspecific and/or habitat features. We did not find evidence that dispersing hares select particular areas or habitat features in the environment. In contrast, we found that juvenile dispersing hares tend to settle more than expected by chance in densely occupied areas, especially females.

Conspecific attraction and overall positive density-dependent immigration especially in females is congruent with the high fluctuations of hare abundances. We suggest that hares may use conspecifics presence as a cue of habitat suitability. However, future studies are increasingly needed to confirm conspecific attraction and public information in hares and in the broader context of mammalian dispersal.

Key words: Density-dependent dispersal, habitat selection, conspecific attraction, public information, *Lepus europaeus*

4.1 Introduction

Dispersal and habitat selection are key processes in life history of animals driven by many different individual and environmental conditions and with important consequences on population redistribution (Hanski 1999; Clobert *et al.* 2001). Since the 1970ies and pioneer's works of Gadgil (1971), population dynamists have pointed out the role of dispersal in the persistence of the meta-population through the redistribution of individuals between local populations, preventing them in turn from local extinctions. Hence, a detailed knowledge of the habitat selected by dispersers is crucial in the understandings of the whole dispersal process, its adaptive value, and its consequences at the meta-population level.

The role of conspecific abundance and habitat quality has led to major debates in dispersal and habitat selection studies because mainly contradictory results have appeared concerning the direction of its influence. Dispersal is often viewed as a response to escape from unfavourable conditions due to increasing competition for local resources and poor habitat quality reducing in turn the overall fitness of individuals (Gaines & McClenaghan 1980; Ims & Hjermann 2001; Bowler & Benton 2005). As a result, an increasing dispersal rate is expected with a decreasing *per capita* resource availability and overall habitat suitability with increasing abundance (Gadgil 1971; McPeck & Holt 1992) what was repeatedly shown in a wide range of taxa in both insects (Bowler and Benton 2005 for a review), birds and mammals (Matthysen 2005). In that situation, dispersers may have the possibility to gain fitness by moving into less crowded and better habitat quality (Travis & Dytham 2002). This is expected if individuals can move freely, which in turn may result in a global equilibration of fitness across varying habitat quality (Fretwell & Lucas 1970). However, some empirical works have also been shown dispersal to be inversely density-dependent (Matthysen 2005), asking thus the question about the adaptive value of dispersal in that case, especially if habitat suitability negatively correlated with abundance. Theories explaining low dispersal rate at high densities invoked a high cost of dispersal due to an increasing probability of costly confrontation between dispersers and residents ("social fence", (Hestbeck 1988)), increasing predation risk (Weisser 2001) or other related Allee effects (Bowler & Benton 2005). Others interpreted the negative density-dependent dispersal from the point of view of habitat selection as a more adaptive strategy, such as to be the result of a positive density-dependent immigration into high quality densely habitat patches in an ideal free distribution fashion (Doncaster *et al.* 1997). Indeed, a densely occupied habitat does not

necessarily mean a low *per capita* resource availability and a decreasing fitness, especially if the food resource is not limiting. As a result, densely occupied areas may reflect the high quality of the habitats and dispersal into them may become advantageous. This has been demonstrated in colonial and social species (Boulinier *et al.* 2008), where the presence of conspecifics is attractive (social foraging, increasing encounter probability of a mating partner). It may also be expected in prey species where the presence of conspecifics helps the individuals to gain vigilance (antipredator strategies, (Brown 1999)) and cues about the habitat quality (Stamps 2001).

We investigated this hypothesis using the European hare *Lepus europaeus* as a biological model. The hares live in agrosystem habitats where foxes and birds of prey are their main predators, especially for juveniles (Holley 1993). In that species, natal dispersal has been previously shown to be inversely related to density (Bray *et al.* 2007) suggesting the possible role of conspecifics in dispersal. As suggested before, a negative density-dependent dispersal rate in hares may reflect a ‘voluntary’ immigration into high quality densely occupied area, because hares benefit to live in groups as it is well shown in the night when foraging, or simply because density reflects low predation pressure or particular suitable habitat features acting as shelters or antipredator refuges. In particular, the selection of a suitable breeding place with low predation pressure would be particularly relevant for female hares that leave their young in a den during most of the day and did not defend them.

Using a three year radio-tracking study in a high density population (41 hares/km²) located in an intensive cropping area we investigated whether dispersing hares selected for particular habitats in terms of conspecific abundance. After having tested for non-random distribution of dispersing hares and the influence of particular habitat features, we specifically investigated the role of conspecific and the positive density-dependent immigration hypothesis by testing whether dispersers tend to move preferentially in densely occupied areas.

4.2 Material and Methods

4.2.1 *Species and study site*

The study was carried out in the region Centre near Blois (France, 47°44'35" N, 1° 21' 55" E) during 2003-2006 in a high density population (41 hares/km²). The study area (36

km²) is mostly characterized by arable habitat where agriculture is very intensive and field size average 7.3 ha. Lands vary from bare soils to large crop fields according to the season. Crops species were mainly cereals, as wheat or corn, but also, alfalfa, canola or cabbage. More details about habitat composition are given in paragraph habitat features.

The European hare is a non territorial medium-sized mammal (2.5-6 kg) which lives in temporary feeding groups with no stable social structure (Broekhuizen & Maaskamp 1980). Groups are characterized by a dominance hierarchy for the acquisition of food and mate resources. The mating system is promiscuous-polygynous, but males do not monopolize the females (see Cowan & Bell 1986 for a review). Hares live preferentially at the proximity of cereal crops and vegetables on dry soils (Tapper & Barnes 1986). In contrast they avoid built-up areas, roads or orchards with tall fruit trees (Roedenbeck & Voser 2008).

In that species, dispersal occurred mainly in immature individuals (<120 days old) and twice more in males than in females but females tend to move farther than males (Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011). Dispersal movements in that species are easily recognised (McShea & Madison 1992). Philopatric hares may be “stationary” and “explorer”. “Stationary” patterns concerned movements remaining inside the usual natal home-range while “explorer” patterns related to temporary movements outside the natal home-range and return later on. Dispersing hare may leave progressively its natal home-range in the “shifter” dispersal pattern, or leave it in a brief and permanent movement and settle in a new disjunctive one making “one-way” dispersal movement. In “one-way” dispersal, both the original site and the settlement place are easily identified (Avril *et al.* 2011).

4.2.2 Data collection and dispersal measurements

During 2003-2006, 184 juveniles (of less than 90 days) were trapped in the night using unbaited box (Bray & Léonard 2000) from April to September each year. Each hare was sexed, weighed and fitted with eartags (Presadom) and radiocollars (TW-5 Biotrack, Wareham, UK and TXH-2, Televilt, Lindsberg, Sweden; 50g, 1500m range, battery life 16 months) to study space use and dispersal behaviour. Age at first capture was known from body mass and skull length and was precisely estimated for individuals less than 90 days (see Bray *et al.* 2002, Bray *et al.* 2007 for more details). Radio-locations were usually recorded once a week, sometimes more, by

triangulation, always during the day when most of hares rest in their den (Tapper & Barnes 1986), and individuals were always sought by default near their trapping location.

Among the 184 individuals, 97 juveniles were excluded from the dataset because (a) they die soon after having been collared, (b) the radio-monitoring was too short (< 10 locations), (c) or they dispersed soon after the capture suggesting plausible capture effect (see Avril *et al.* 2011 for more details). For the aim of the present study, we excluded shifters ($n=7$) among the 87 remaining individuals because we were unable to identify a settlement place in that pattern, this leading in turn to a total of 80 individuals (23 dispersers, 16 males, 7 females; 57 philopatric, 35 females, 22 males). In our population, natal dispersal distances varied from 704 to 8916m, while philopatric juveniles generally remained around 500m from the birth site centre even though they could make some temporary explorations of amplitude >1000 m similar to dispersal movements (see Avril *et al.* 2011) (Fig. 11). In addition dispersing females tend to move larger distances than dispersing males (median=3002m for females, 2040m for males). We defined the settlement place by the coordinates of the arithmetic centre of locations of the individual when it has settled. Settlement was determined when individual reduced exploration movements (Avril *et al.* 2011).

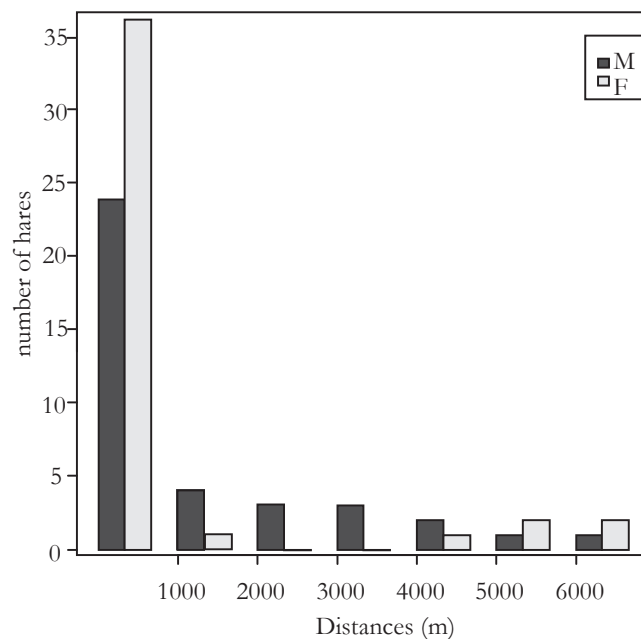


Figure 11. Distribution of the distances moved by disperser and philopatric hares according to sex (dark grey bars: males; light grey bars: females).

3.2.3 Conspecific abundance

Hare abundance were estimated each year at the beginning of the breeding season (February), using three consecutive spotlights count transect sampling over 94 count points located every 800 m in average within the study area. The yearly recorded local abundances over the study area were summarized by the mean number of individuals detected during the three night counts on each p count points, in year i , noted $A_{p,i}$. The distances between count points were variable over the study area: they averaged 800m in the centre of the study area where juvenile hares were trapped (*i.e.* near their birth site, see Avril *et al.* 2011), whereas they increased until 1600m in the periphery. For each radio-collared hare j in year i , we used the mean of $A_{p,i}$, $\hat{A}_{p,i}^j$, computed over all count points remaining at less than 1600m from the settlement coordinates of the individual j as a crude estimator of local abundance in the settlement place. We did not use classical detection functions to obtain unbiased estimates of local densities (see Buckland *et al.* 2006 for details) as we did in a previous work to estimate local densities in the birth place. Indeed, the use of detection functions necessitated to select an appropriate detection function and test its fit for each iteration simulating a settlement place in the following analyses (1000*number of individuals) and it was computationally intractable. We expected $\hat{A}_{p,i}^j$ to reflect the value ratio of true densities over the study area, since the detection of individuals was high given the low vegetation cover in February and since the counts were realized in nights with clear weather. Nonetheless, we checked for positive correlation between $\hat{A}_{p,i}^j$ and the estimated local densities given by the half-normal model computed for birth place and settlement place of juvenile dispersing hares ($\rho=0.44$, *Student-t* = 4.76, *df.* = 93, $p<<0.01$). We computed $\hat{A}_{p,i}^j$, over all count points remaining at less than 1600m from the settlement coordinates of the individual j because it allowed us to estimate abundance on an area similar to that used to estimate local density on the birth place.

4.2.4 Habitat features

The Habitat map from the study area was digitized from IGN and Arcview 3.2 GIS in pixels of 100m. The size of the digitized area was 750 km². We considered three classes of habitat features: agricultural lands (mainly crop fields); patches of high vegetation cover such as

groves, and anthropogenic features (main roads and villages). The proportion of each habitat type was respectively 86%, 8.4% and 5.6%. A rivulet encompassed by groves crosses the south-west part of the study area (Fig. 13 & 14). This rivulet is most time dry and we grouped it with grove patches. The landscape features surrounding each settlement home-range areas were measured by placing a buffer of 588m radius around the arithmetic centre of the settlement place. We chose a buffer of 588m radius because adult hares were shown to make movements generally remaining around 588m from the arithmetic centre of their home range. More details about the settlement place and home-range radius are given in Avril *et al.* 2011.

4.2.5 Randomness of settlement places

We used the Ripley's K statistics (Ripley 1981) for detecting deviations from the spatial distribution of the settlement places of dispersing hares under a random settling null hypothesis defined below (see § *Statistics and randomization procedure*). In other words, this statistic was devoted to test whether dispersing hares tend to settle in a random fashion in the study area or in a particular area. The K function is defined as $K(r) = \lambda^{-1}E(r)$ where, λ is the density of points over the sampling area estimated as n/A , A is the area of the region containing all n points and $E(r)$ is the cumulative distribution of the mean number of points inside a circle radius r around each points. $E(r)$ is estimated as $E(r) = n^{-1} \sum_{i \neq j} I(d_{ij} < r)$, where d_{ij} is the Euclidean distance between the i^{th} and j^{th} points in a data set of n points. We compared the $K(r)$ function observed in our data to the 100% interval confidence bands of the $K(r)$ function simulated under the null hypothesis for each value of r . We did not compare the observed value to the classical 95% interval confidence band, because of the increasing type I error with the number of comparisons, *i.e.* for each value of r . Under non-random and aggregated distribution of the points, in particular if a place is mostly attractive for the hare, the observed $\hat{K}(r)$ function should be higher than the confidence bands for a given range of r values. The range of r values will give the spatial scale for which deviation from random distribution occurs. We performed the test on the 23 dispersing individuals only. We did not test sexes separately because of the small sample size.

4.2.6 Statistics and randomization procedure

We used the $\hat{K}(r)$ as the statistic of the randomness of settlement places computed by grouping males and females. The mean of $\hat{A}_{p,i}^j$, \hat{A}_m computed over all individuals of a given sex (and so over the three years-study) was used as the conspecific abundance statistic on the settlement place. Finally we used the sample mean proportions \hat{P}_j of each j landscape features computed over all settlement places for a given sex as the habitat statistic.

We used a non-parametric random sampling procedure to test for deviations of the statistics from the null hypothesis H_0 : “settlement places in juvenile hares were chosen at random, independently of conspecific abundance or particular habitat features”. We built the theoretical distribution of the previous statistics under the null by simulating for each trapping point, given the sex of the hare, a dispersal vector and a settlement place using the following procedure:

(1) for a given individual of a given sex, in a given trapping point, we simulated the coordinates of the settlement place by (i) sampling a dispersal distance from the observed empirical distribution of the distances of the given sex and (ii) sampling a random angle from a uniform distribution.

(2) we computed the simulated statistics $K_0(r)$, A_0 and $P_{0,j}$.

(3) we repeated this operation 1000 times to obtain the theoretical distribution of both statistics.

(4) we then compared the observed statistic \hat{A}_m and \hat{P}_j to the 95% confidence intervals obtained from the simulated theoretical distributions. The $\hat{K}(r)$ function was in contrast compared to the 100% confidence interval bands (see above).

Because the proportions \hat{P}_j of each landscape features computed over all settlement places were not independent each others, we also computed the statistic W defined as

$$W = \sum_{j=1}^3 \left(\frac{\hat{P}_j - P_{0,j}}{\text{var}(P_{0,j})} \right)^2 \text{ which theoretically follows a Chi2 distribution with 2 degrees of freedom to}$$

test for global deviations from the expected proportions $P_{0,j}$ under the null hypothesis. All

simulation procedures and statistical tests were done using R software 2.10 (R Development Core Team 2010), and maptools, spatstat, adehabitat (Calenge 2006), and splancs packages.

4.3 Results

4.3.1 Randomness of settlement places

We did not detect significant deviation of the spatial distribution of the settlement places from the one expected under a random process (Fig. 12). Similar results were obtained when not allowing for the hares to cross the rivulet or when pooling both philopatric and dispersing individuals (results not shown).

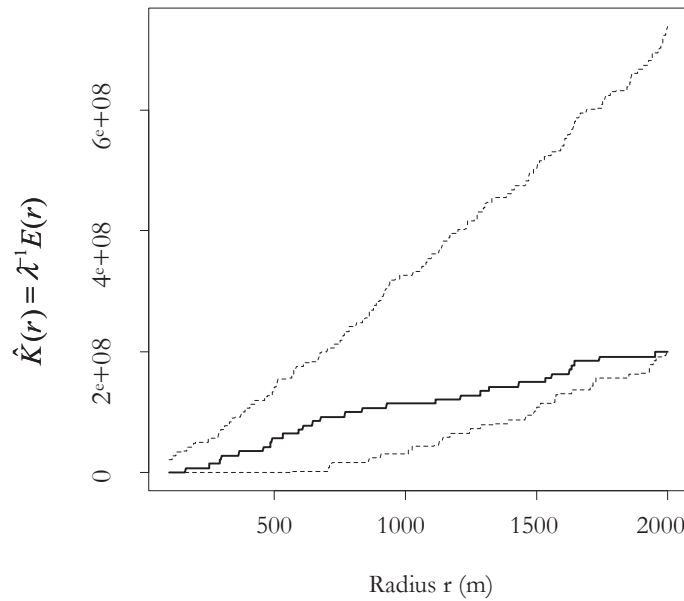


Figure 12. Observed $\hat{K}(r)$ function (dark line) and $K(r)$ 100% interval confidence bands (dashed lines) obtained for each value of radius r under a random distribution of the settlement places.

4.3.2 Conspecific abundance

The expected mean number A_0 of individuals computed over the count points around 1600m from the settlement place under random dispersal was $A_0=6.64\pm0.35$ for males and $A_0=6.43\pm0.56$ for females (mean \pm SE). One dispersing male and one dispersing female were excluded from the dataset because they settled too far from a count point (Fig. 13).

The observed mean number of individuals on the settlement place \hat{A}_m for philopatric hares was roughly similar for females (7.28 ± 1.72) and males (7.15 ± 1.86). However, philopatric females tended to have been trapped in more occupied patches than all available patches in the range of dispersal distances (Monte-Carlo test; $p=0.01$). In contrast, philopatric males were not trapped in more occupied patches than all available patches in the range of dispersal distances (Monte-Carlo test; $p=0.07$).

Concerning dispersing hares, the observed value \hat{A}_m on the settlement place differed slightly from $A_0=6.64\pm0.35$ expected under random dispersal (Monte-Carlo test; $\hat{A}_m=7.36\pm1.49$, $p=0.03$), but it was not statistically different from the observed value \hat{A}_m in their birth place ($\hat{A}_m=7.48\pm1.84$, paired t -test=0.6, $d.f.=14$, $p=0.5$). In contrast, the observed value \hat{A}_m on the settlement place for dispersing females was significantly higher than $A_0=6.43\pm0.56$ expected under random dispersal (Monte-Carlo test; $\hat{A}_m=11.37\pm3.1$, $p<0.001$), and differed significantly from the observed value \hat{A}_m in their birth place ($\hat{A}_m=7.31\pm0.94$, paired t -test=2.9, $d.f.=5$, $p=0.03$).

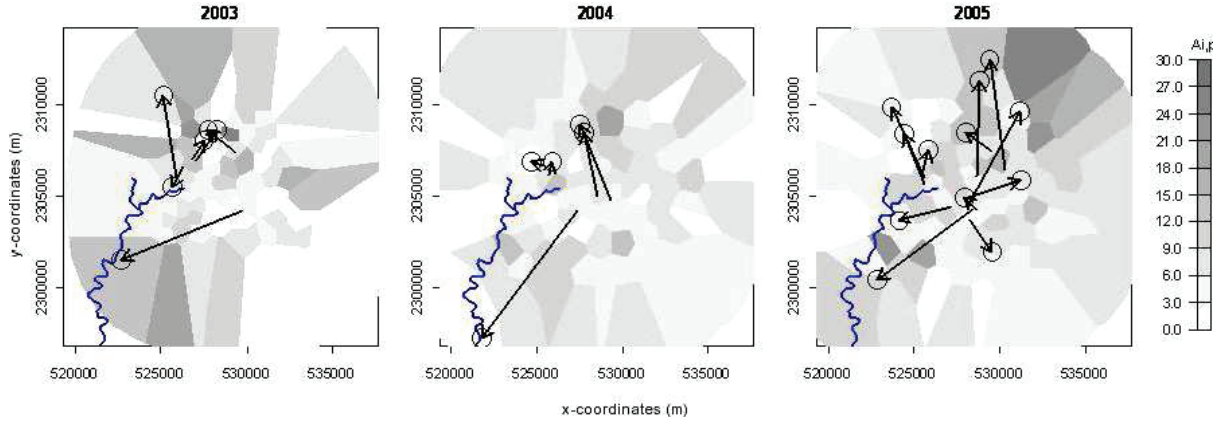


Figure 13. Dispersal directions and Voronoi mosaic of abundances over the study area in year 2003, 2004 and 2005. Each mosaic is centred on a count point. The Abundance values $A_{p,i}$ measured on each count point are shown by a ten levels grey gradient, darkest grey indicating high abundance value. Individuals settling in the periphery of the study area, at more than 1600m from the nearest count points were not used in the test (e.g. for the two individuals settling in the South-west part of the study area in year 2003 and 2004).

4.3.3 Habitat features

We did not find any deviations of the habitats selected by dispersers and philopatric individuals from the expected habitats selected under random dispersal in both dispersing males and females (Fig. 14). The proportions \hat{P}_j of anthropogenic features, groves and fields were respectively 5%; 1% and 94% for philopatric males and 5%, 3% and 92% on the settlement places for dispersing males. In both cases, they were not statistically different from the expected proportions $P_{0,j} = 2\%$, 5% and 0.93% obtained under random habitat selection ($\chi^2=0.40$, $d.f.=2$, $p=0.81$ for philopatric males; $\chi^2=4.28$, $d.f.=2$, $p=0.12$ for dispersing males). In addition, the habitat proportions in the birth place of dispersing males (5%, 2%, 93%) were similar to those recorded in their settlement place (not tested).

Similarly, we did not found habitat proportions to slightly differ from the expected habitats under random habitat selection in dispersing individuals ($\chi^2=5.07$, $d.f.=2$, $p=0.08$ for philopatric females; $\chi^2=3.81$, $d.f.=2$, $p=0.14$ for dispersing females). The proportions \hat{P}_j of anthropogenic features, groves and fields were respectively 3%; 2% and 95% for dispersing females, and 3%; 3% and 94% for philopatric females, while the expected values were $P_{0,j} = 4\%$,

3% and 93% respectively. Again, the habitat proportions in the birth place of dispersing females (4%, 3%, 93%) were similar to those recorded in their settlement place (not tested).

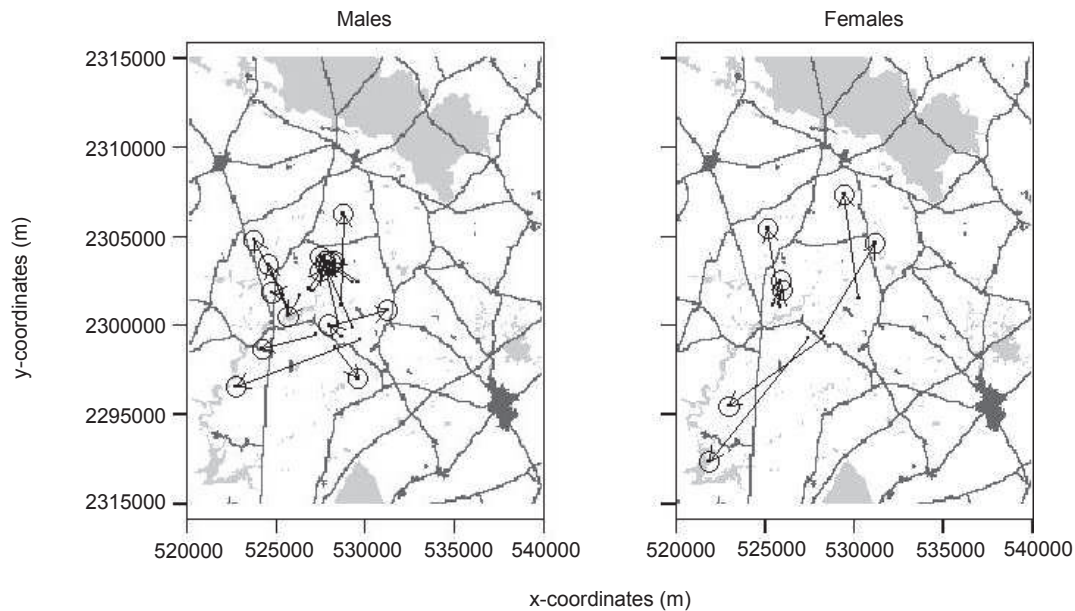


Figure 14. Digitized map of the study area and observed dispersal vectors (rows) and settlement places (588m circle radius at the top of the rows) of one-way dispersers (23 males, left; 7 females, right). Anthropogenic features (main roads and villages) are shown in dark grey, light grey features indicate groves, edges and woods. White parts are constituted of diverse crop fields.

4.4 Discussion

Our study tested whether settlement places in dispersing juvenile hares were related to the presence of conspecifics. Our results did indeed show that dispersing hares move into densely occupied areas more than expected under random dispersal. This result was particularly strong for dispersing females which tend to settle into areas showing higher and highly contrasted local abundance than that recorded in their birth places or in the settlement places of philopatric females. In contrast, although dispersing males tend to move into densely areas more than expected too, the average value of abundance in their settlement places did not differ much from the abundance value recorded in their birth places or in the settlement place of philopatric males. Roughly speaking, our results suggest that dispersing females select for high densely occupied areas, whereas dispersing males avoid low densely occupied areas. In contrast, we did not find

settlement places to be distributed in particular areas and we did not find differences in the proportion of habitat features between the settlement places of dispersing individuals, their birth places and the settlement places of philopatric hares in both males and females. Hence, conspecific presence appears as a strong factor driving dispersal and settlement decision in juvenile hares.

Random settling in dispersing hares?

At first sight, settlement in dispersing hares did not appear as the product of a ‘voluntary’ selection of a particular habitat, given the randomness of the settlement places and no particular habitat features selection. The proportions of landscape elements in the settlement places were similar in dispersing and philopatric hares, this in turn suggesting that dispersal in hares probably more respond to the avoidance of the social conditions encountered by juveniles in the birth place, such as kin competitions or related mating, than the ecological conditions.

Nonetheless, random settling contrasts with selection of high densely occupied patches, this suggesting that settlement is perhaps not so random. The low sample size and the lack of power of the Ripley’s test might explain first why we failed to detect non-random settling. Indeed, the K-Ripley’s statistic works well with sample size > 30 (Ripley 1981) and here we dealt with $n=23$ dispersing individuals. Second, selection of high densely occupied patches may be compatible with an apparent random settling if densely occupied patches are also distributed in a random fashion over the study area. This is expected in such species that tends to aggregate in space (Marboutin & Aebischer 1996; Marboutin & Péroux 1999). In contrast, landscape elements are undoubtedly more distributed in non-random fashion over the study area and particular habitat selection should thus be more easily to detect.

Our classification of the habitat may be a potential cause for the absence of habitat preference. We considered three main habitat types over our study area: fields, natural habitats characterized by high vegetation cover, and anthropogenic habitats. The more available habitat in our study area was the crop field and we considered it as a unique class of habitat type. Crops may vary from cereals, corn, alfalfa, canola or cabbage, and hence showing contrasted vegetation cover or soil quality. Depending on both the period in the year and the crop species, the fields would be highly different in time and between each others, and hence showing contrasting habitat suitability for the hares (Smith *et al.* 2005b; Kuijper & Bakker 2008). As a result, under

the hypothesis that we failed to detect non-random selection, a shorter classification of the field habitat can explain why we did not find any preference in the settlement habitat.

Positive density immigration in hares?

We found that juvenile dispersing hares tended to move more than expected into densely occupied patches, especially in females. As a crude estimator of local abundance in the settlement place, we used the average number of individuals encountered within a 1600m radius around the settlement place during counts in March, so 6 months on average before dispersal. One has first to discuss about two potential biases before interpreting that result. First, our abundance index was shown to be positively but poorly correlated with previous density estimates using 'Distance sampling' (Buckland *et al.* 1993), thus asking the question about its reliability. The poor correlation appears to be due to the small sample size (actually seven count points) used to model the detection function and the particular aggregated distribution of the hares. This led to high differences between count points confirmed by the high confidence intervals around the density estimates given by the models. Thus, one should also ask the question of the reliability of density estimates using 'Distance sampling' at such a spatial scale. Both appear not to be good estimators of local abundances and in such a case we preferred to base our analysis on the raw data counts, which probably underestimate true densities. Nonetheless, we hope to keep the main tendencies since there was no particular trend in the differences between the abundance index and the density estimates.

Second, one another potential bias may be due to local differences in mortality and recruitment over the study area between March counts and the time of dispersal. We did not expect significant changes in abundance due to mortality from March to September, when most hares have dispersed (16/23). Drastic changes in mortality rates in the year are expected to be related to hunting in October-December and winter severity (Marboutin & Hansen 1998; Marboutin *et al.* 2003). As most of hares disperse in autumn, before the beginning of hunting, we can reasonably assume local mortality to be constant from March to October. In contrast, since most of juveniles of the year are not born in March, local differences in recruitment may more bias the local abundances on the settlement place.

Despite everything, it seems rather unlikely that the positive density-dependent immigration in females is a by-product of biased abundance estimates given the high significance of the test and the high abundance value on their settlement places compared to philopatric

females. An increasing number of works suggest that conspecific information may serve the individuals to gain cues about the suitability of the habitat (in birds: Boulinier *et al.* 2008; Doligez *et al.* 2003). In such a context, conspecific presence may be a good cue of a suitable breeding habitat for females searching places for their first breeding event (Danchin *et al.* 2001). This would be particularly relevant in an agrosystem environment where cues of suitability can probably not be supported by the poor habitat diversity. In addition, females in that species do not protect newborns which are precocial (Cowan & Bell 1986). Hence the abundance of conspecific may inform about low predation pressure, which in turn may be advantageous for juvenile survival. In males, conspecific attraction should simply related to the random search of unrelated mating partners as we did not found high differences of abundance values between philopatric and dispersers. Overall, conspecific attraction and ‘public information’ use in females European hare should be confirmed in future studies.

Conclusions

The role of conspecifics and the use of public information have been well studied in birds (Danchin *et al.* 2001). Although conspecific attraction has been shown in mammals, its meaning has rarely been studied. In the present work, we suggest that conspecific may help dispersing hares to gain cues about the environment. Such information will be particularly useful in an agrosystem environment highly variable in time, and especially for dispersing hares that disperse after most of the fields have been harvested (autumn) so that they cannot base their breeding place choice on habitat features solely.

From a management point of view, other studies are increasingly needed to confirm the role of conspecifics in dispersal in that species. Positive density-dependent immigration combined to a negative density-dependent emigration could be related to a balanced dispersal regulation of the European hare populations (Doncaster *et al.* 1997) as it was described in other small mammal populations showing important spatio-temporal fluctuations of abundances (*e.g.* in *microtus sp.* Krebs 1988; Stenseth & Lidicker 1992a). Because an increase in the rate of local extinction and a decrease of the colonisation ability are expected under negative density-dependent dispersal, identifying the direction of the density-dependence in such a harvested species is of prime importance.

4.5 Acknowledgments

This study was supported by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. We warmly thank: L. Barbier, Y. Bray, C. Grimaldi, A. Jouaux, F. Lasguigne, K. Le Tohic, S. Longis, S. Marchandeu, I. Mary, B. Mauvy, A. Roussel, A. Roobrouck, A. Thevenot, and all the agents of the ONCFS of Loir-et-Cher for their participation in the data collection, J.L. Fesneau and J.P. Blot, who helped us to conduct the field work, but also farmers and hunters of La Chapelle and Maves and their respective presidents J.C. Dodin and M. Huard. We are also grateful to G. Mettaye and S. Chantecaille of the FDC41, who were study partners.

5 Discussion complémentaire : Immigration densité-dépendante positive chez le lièvre d'Europe ?

5.1 Des femelles plus sensibles à la densité de congénères

Dans le second article de ce chapitre, nous nous sommes intéressés à la sélection des sites d'installation par les jeunes dispersants. L'idée sous-jacente étant que la dispersion NLD précédemment observée en Auvergne n'est que le reflet d'une immigration volontaire des jeunes vers les sites les plus densément peuplés, tout simplement parce **qu'ils tirent bénéfice de la présence de partenaires pour la reproduction**, ou parce que **la présence de partenaires est le signe d'une bonne qualité de l'habitat**. Afin de discerner les effets d'attraction sociale des effets directement liés à la qualité de l'habitat, nous distinguons l'influence de la densité, de la structure paysagère. Conformément aux hypothèses avancées dans l'introduction de ce chapitre, nous montrons que **les jeunes tendent naturellement à éviter les zones les moins peuplées sur le site**, et ce indifféremment de la structure de l'habitat. Paradoxalement, et bien qu'une telle immigration PLD sous-tende une sélection de l'habitat de la part du dispersant, nous sommes incapables de montrer si cette tendance est le fruit d'une réelle sélection de l'habitat de la part du dispersant. Toutefois, étant données la petitesse de l'échantillon et la faible puissance de l'outil statistique utilisé, **nous penchons nettement en faveur d'une sélection de l'habitat de la part des jeunes, notamment chez les femelles**. En effet, nous constatons que la majorité des femelles migre de manière quasi systématique à proximité des zones où la densité est nettement supérieure à celle rencontrée sur leur site de naissance. L'effet est moins fort chez les mâles puisque ces derniers s'établissent dans des zones où la densité est au moins équivalente à celle rencontrée dans leur site de naissance. En dépit de son faible support statistique, ce résultat mérite qu'on s'y attarde un peu plus.

5.2 Sélection de l'habitat « biaisée » en faveur des femelles et information publique

Dans un système polygyne-promiscuiste comme celui rencontré chez le lièvre d'Europe, un mâle a tout intérêt à maximiser les occasions de reproduction s'il veut augmenter son succès reproducteur (Emlen & Oring 1977). La règle devrait être la même pour les femelles mais compte tenu de leur plus grand investissement parental (gestation et soins parentaux (Trivers 1972; Queller 1997)), **les femelles gagnent à maximiser la survie de leur progéniture pour augmenter leur succès reproducteur**. On s'attend alors à ce que les jeunes mâles dispersants migrent préférentiellement vers les zones de plus forte densité où ils augmenteraient leur chance de rencontrer un partenaire du sexe opposé. À l'inverse les femelles devraient être moins restrictives dans le choix de l'habitat au regard de la densité locale mais plus exigeantes dans la qualité intrinsèque de l'habitat. Ces prédictions sont donc *a priori* contradictoires avec les tendances observées chez le lièvre d'Europe. Cependant, elles ne tiennent pas compte des coûts et bénéfices associés aux interactions sociales à forte densité. Dans un système polygyne, le niveau de compétition pour l'accès aux femelles est intense (Clutton-Brock 1989) et il devrait l'être probablement d'autant plus à forte densité qu'à faible densité. Il serait donc très peu avantageux pour un jeune mâle dispersant, sans doute bien moins compétitif que les adultes résidants, de s'installer à forte densité car en plus des coûts associés à son propre mouvement de dispersion, il pourrait expérimenter de nombreux échecs lors de tentatives de reproduction. Si choix de l'habitat de la part des mâles il y a, il devrait résulter en un compromis entre abondance de partenaires sexuels et compétitions intra-sexuelles. Ce compromis pourrait alors expliquer pourquoi les jeunes mâles ne se dispersent pas vers les sites de plus fortes et de plus faibles densités dans notre étude. Concernant les femelles, le fait qu'elles migrent préférentiellement vers les patches les plus peuplés pourrait être néanmoins le signe d'une réelle recherche des sites de bonne qualité. Comme suggéré dans le deuxième article de ce chapitre, la densité peut être signe d'une bonne qualité de l'habitat si elle reflète le succès reproducteur des générations précédentes. Dans ce contexte, les jeunes femelles pourraient s'appuyer sur la présence de partenaires pour évaluer la qualité des sites de reproduction. **L'immigration volontaire des jeunes femelles vers les sites de forte densité serait le fruit d'une sélection de l'habitat basée sur l'information publique**. L'utilisation de l'information publique par les dispersants dans le choix des sites d'installation a été relativement bien démontrée chez les oiseaux (Danchin

et al. 2001; Doligez *et al.* 2004; Boulinier *et al.* 2008). Elle est, à ma connaissance, plus rare chez les mammifères chez qui le concept ne semble pas utilisé.

5.3 Un cas de dispersion balancée ?

Comme nous l'avons exposé dans le premier chapitre de ce travail, deux grands modèles de régulation des populations par la dispersion sont classiquement proposés dans la littérature : le modèle de type « source-puits » (Pulliam 1988), et le modèle de type « dispersion balancée » (McPeck & Holt 1992 ; Diffendorfer 1998). Dans le premier, un habitat de bonne qualité, la source, produit en surplus des individus dont une part importante émigre vers des habitats de moins bonne qualité aux bilans démographiques déficitaires, les puits. De façon générale, **on s'attend avec ce type de modèle, à ce que l'émigration soit PLD et l'immigration NLD** (Pulliam, 1988; Dias 1996; Diffendorfer, 1998). Dans le modèle de dispersion balancée, les mouvements de dispersion peuvent être inversement liés à la capacité d'accueil de l'habitat et donc de la taille de la population (Doncaster *et al.* 1997; Dieffendorfer 1998). Sous ce mécanisme, **des mouvements de dispersion pourraient temporairement être observés depuis des habitats de faible densité vers des habitats de forte densité**. Un mode de dispersion balancée a été proposé pour certains micromammifères vivant dans des environnements agricoles similaires à ceux qu'occupe le lièvre d'Europe (Tattersall *et al.* 2004). Associé à la ressemblance de certains traits d'histoire de vie entre ces espèces (plusieurs portées, système d'appariement) et le lièvre d'Europe, il sera pertinent de vérifier dans des travaux futurs l'hypothèse d'une dispersion balancée chez cette espèce.

Chapitre 4

Se disperser, « *quand, comment ?* »

Succès de la dispersion chez le lièvre d'Europe

1 Introduction

Dans le chapitre précédent nous nous sommes essentiellement focalisés sur les conditions qui pourraient influencer le départ et l'installation des jeunes lièvres dispersants. L'identification de ces facteurs ne nous renseigne en aucun cas sur le succès d'un tel comportement. Le succès de la dispersion reposera essentiellement dans la qualité des dispersants, leur capacité à affronter les dangers inhérents à leur mouvement dans l'inconnu, et finalement leur capacité à s'installer et se reproduire dans un nouvel environnement. Toutes ces conditions ne seront pas exclusivement individu-dépendantes. La variabilité des conditions environnementales rencontrées à chacune des étapes de la dispersion, i.e. au moment du départ, pendant le transit et à l'installation, pourront tour à tour moduler la performance du dispersant. Dans ce chapitre, nous allons essayer d'appréhender successivement l'effet de conditions environnementales particulières sur la qualité phénotypique des individus dispersants, sur leur survie et pendant l'installation.

La dispersion est un processus comportemental attendu comme coûteux pour celui qui le réalise (Bélichon *et al.* 1996). Le fait simple du mouvement implique déjà une dépense énergétique supérieure pour l'individu dispersant relativement à celui qui reste philopatrique (Baker & Rao 2004). Un « bon colon » sera donc un individu robuste, capable de supporter à la fois la demande énergétique requise par son mouvement, d'affronter les résidents pour s'installer, le tout en conservant suffisamment d'énergie pour se reproduire (Wauters & Dhondt 1993; Barbraud *et al.* 2003; Bowler & Benton 2009). **La qualité phénotypique du dispersant apparaît donc comme un facteur important dans le succès de la dispersion.**

L'individu émigrant va s'exposer durant la phase de transit et lors de l'installation à des conditions environnementales changeantes et inconnues qui pourront tour à tour nuancer les bénéfices de sa dispersion (Ims & Hjermann 2001). L'hypothèse de la barrière sociale à forte densité, constitue déjà un facteur d'échec pour l'individu, qui se voit contraint d'abandonner une dispersion bien trop coûteuse compte tenu de la rareté des sites vacants et des résidents contestataires (Hestbeck 1982; Hestbeck 1988). Au-delà de sa dimension sociale, le caractère potentiellement imprévisible de l'environnement ne sera pas non plus complètement innocent dans un quelconque échec de la dispersion. Une augmentation temporaire du risque de prédation

sur le site d'installation, ou toute autre forme de dérangement, pourront aussi constituer des déconvenues pour l'individu émigrant.

L'introduction du facteur prédation nous rappelle aussi que **la survie du dispersant pendant le transit est un prérequis fondamental à la réussite de la dispersion.** L'exploration de l'habitat, les conflits avec les résidents sont déjà des sources notables d'épuisement compromettant sérieusement les chances de survie de l'individu. Le mouvement dans l'inconnu est aussi source de mortalité pour le dispersant, en l'exposant à des risques nouveaux pour lesquels il n'est pas nécessairement préparé ou dont il ne sait se protéger (Waser *et al.* 1994). L'isolement de l'animal durant la phase de transit augmente par exemple la probabilité qu'il soit la cible préférentielle d'un prédateur. La méconnaissance des habitats traversés implique *ipso facto* une méconnaissance des zones refuges contre ces prédateurs, des zones fréquentées par ces mêmes prédateurs, ou encore des zones d'alimentation, réduisant là encore les chances de survie de l'animal pendant le transit. **Le succès de la dispersion reposera donc dans l'« hospitalité » des habitats traversés.**

Si, maintenant, l'individu parvient à se frayer un chemin à travers tous les défis que lui impose sa dispersion et à s'installer dans un nouvel environnement, lui faudra-t-il encore trouver un partenaire. A partir de ce moment là, seulement, la dispersion pourra être couronnée de succès pour l'individu.

Les trois articles composant ce chapitre vont aborder tour à tour ces problématiques de façon plus moins indirecte. **Dans le premier d'entre eux, nous nous intéresserons à la survie des individus pendant la phase de transit commune aux mouvements d'exploration et de dispersion, et aux causes de mortalités associées.** Comme nous l'avons déjà évoqué, bon nombre de travaux théoriques et empiriques prédisent et, respectivement, confirment, que la dispersion serait plus coûteuse en termes de survie que la philopatrie. Il est généralement admis que la phase de transit est à l'origine des différences de survie les plus importantes entre les stratégies philopatrise et dispersante, le dispersant, une fois installé, présentant une survie comparable aux individus philopatrise. Cependant, très peu de travaux empiriques testent explicitement cette hypothèse. En effet la plupart des études abordant les coûts de la dispersion comparent généralement la survie des individus philopatrise et dispersants sans se préoccuper de la phase durant laquelle les risques de mortalité sont les plus importants.

Il en est ainsi chez le lièvre d'Europe. Dans un travail antérieur réalisé dans la population auvergnate, il est montré que les jeunes lièvres souffrent de plus gros risques de mortalité après s'être dispersés que les jeunes restant philopatriques (Devillard & Bray 2009). Ces écarts sont amplifiés en période de chasse et la chasse apparaît dès lors comme la principale cause de mortalité pour le dispersant. Mais, là encore, les auteurs n'identifient pas la phase de la dispersion durant laquelle les risques de mortalité sont les plus élevés. Au delà de son aspect confirmatoire, **l'étude présentée dans cet article a pour but d'identifier la phase de la dispersion qui implique le plus grand coût en termes de survie.** Afin de dissocier les coûts relatifs à chacune des phases de la dispersion nous avons développé un modèle de capture-recapture multi-états (précisément un modèle multi-événements, Pradel 2005) décomposant le mouvement de dispersion en ces 3 phases : départ, transit et installation. Dans cet objectif, le suivi télémétrique hebdomadaire a été rediscrétisé en occasions de capture de 2 semaines réparties mensuellement (deux 1^{ère} semaines du mois). Chaque occasion de capture de 2 semaines est ainsi séparée de l'occasion de capture suivante d'un intervalle de 14 jours. La phase de la dispersion (définissant les états dans notre modèle) dans laquelle l'individu est observé pour une occasion de capture est donnée par 1) la distance de la première localisation de l'individu dans l'occasion de capture au centre de son domaine vital de naissance/d'origine (cas particulier où plus d'une localisation dans l'occasion de capture) et 2) conditionnellement à la phase dans laquelle l'individu était observé à l'occasion de capture précédente. Nous avons choisi la distance seuil de 1000m pour assigner les états à chaque occasion de capture. Lorsque l'individu est vu à moins de 1000m de son site d'origine (observation notée « 1 »), **il est considéré comme stationnaire philopatrique**; dans les cas où l'individu est vu à plus de 1000m de son site d'origine (observation notée « 2 »), **il est assigné comme transient s'il était stationnaire à l'occasion précédente** (transition de type « 12 »), **dispersant s'il était transient ou dispersant à l'occasion précédente** (transition de type « 22 »). L'état transient est par définition un état temporaire intermédiaire inévitable entre l'état stationnaire et l'état dispersant (historiques de type « 122 ») ou entre deux états stationnaires interrompu par une exploration (historiques de type « 121 »). Nous distinguons l'état dispersant d'une exploration temporaire lorsque l'individu est vu plus de deux occasions de capture (soit 56j) au-delà de 1000m depuis le site de naissance, car la durée maximale observée d'une exploration était de 40j (article 1, Chapitre 3).

Nous avons choisi une distance seuil de 1000m plutôt que la distance minimale de dispersion $DD_{min} = 588m$ précédemment estimée (article 1) pour déclarer l'état dispersant car

nous souhaitons mettre en évidence dans ce travail essentiellement les grands mouvements de dispersion de type « one-way » et les grands mouvements de type « shifter » pour lesquels les 3 stades de la dispersion sont clairement identifiables, ainsi que les grandes explorations pouvant être interprétées comme des tentatives de dispersion. Par cette distance de 1000m nous souhaitons aussi nous assurer que le codage de type 2 (transient ou dispersant) soit associé sans ambiguïté à un mouvement entraînant une dérive non-chevauchante du domaine vital avec celui d'origine, chose qui n'est pas possible en utilisant qu'une seule localisation par occasion de capture et DD_{min} comme distance seuil. Si nous voulions utiliser DD_{min} il nous faudrait étudier de manière approfondie chaque déplacement un à un et construire les historiques sur cette base (Fig. 15) :

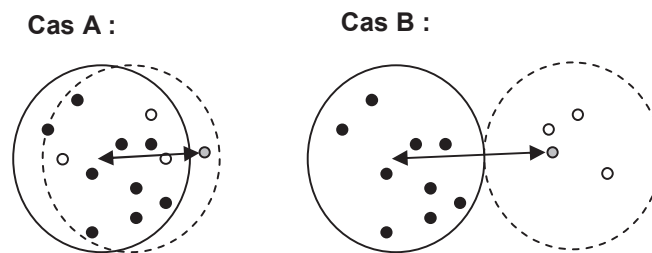


Figure 15 : Exemples de domaines vitaux occupés successivement par un individu. Les points noirs entourés d'un cercle en trait plein correspondent à un ensemble de localisations définissant le site d'origine de l'individu (rayon = 588m = DD_{min}), le domaine vital à l'occasion suivante est défini par les localisations représentées par des points blancs entourés d'un cercle en pointillés. Le point gris est la localisation utilisée dans l'occasion de capture pour assigner l'état philopatrique, transient ou dispersant de l'individu à l'occasion de capture suivante. Dans le cas A, l'utilisation de la distance seuil DD_{min} de 588m depuis le centre du site d'origine, nous obligerait d'assigner à tort l'état dispersant ou transient de l'individu à la seconde occasion de capture (point gris situé à une distance $>588m$ _double flèche_ depuis le centre du site d'origine), pourtant cette localisation aurait de forte chance d'appartenir à un domaine vital fortement chevauchant avec celui d'origine comme le suggère la figure. En prenant une distance seuil plus grande, de l'ordre de 1000m (double flèche, cas B), nous assignons l'état transient ou dispersant avec plus de certitude, car cette fois ci, la localisation grise a de plus grande chance d'appartenir à un domaine vital très peu chevauchant avec le premier.

Dans le second article de ce chapitre nous nous intéressons de manière spécifique aux patrons de déplacement de type « exploreur » observés chez le lièvre d'Europe. Le patron de type "exploreur" est attribué aux individus réalisant des mouvements temporaires en dehors de leur site de naissance, sans pour autant jamais définitivement quitter ce

dernier (Chapitre 2). Ces mouvements exploratoires ont été essentiellement observés chez le jeune et peuvent de fait, être légitimement considérés comme des mouvements de dispersion vains. Sous cette hypothèse, l'effet de la barrière sociale à forte densité ou le dérangement lié à la chasse pourraient constituer les causes possibles de cet échec s'il s'agit bien de tentatives de dispersion. L'objectif premier de ce travail est d'apprécier le lien entre ce type de mouvement et la dispersion natale chez le lièvre d'Europe, en comparant les variables individuelles (sexe, âge) et la période (date, période de chasse) associées aux départs précédant un mouvement d'exploration temporaire et ceux précédant un mouvement définitif de dispersion. S'il s'avère que les départs associés à ces deux types de mouvements présentent des caractéristiques communes (même biais sexuel, départs réalisés durant la même période), nous aurons de bonnes raisons d'interpréter ces mouvements de dispersion comme des tentatives de dispersion. Auquel cas, nous tenterons d'identifier les facteurs responsables d'un échec à l'installation, *i.e.* du retour des individus vers leur site de naissance. Dans le cadre de ce travail, nous considérerons comme tentative de dispersion **les seuls mouvements exploratoires observés à plus de 704m du site de naissance estimé**, *i.e.* à une distance au moins équivalente à la plus petite distance de dispersion observée dans notre population (article 1, Chapitre 3). Cette règle de décision nous permettra d'éliminer les mouvements d'exploration de plus faible amplitude dont la comparaison avec un mouvement de dispersion serait plus ambiguë, tels que les mouvements observés à une distance proche de la distance minimale de dispersion déterminée dans notre population (de l'ordre de 588m, article 1, Chapitre 3).

Dans le troisième article, nous continuons l'évaluation du succès de la dispersion chez le lièvre d'Europe en nous attachant cette-fois ci à la condition physique des individus au moment du départ. Comme nous l'avons souligné auparavant, l'acquisition d'une condition physique suffisante devrait jouer un rôle décisif dans le départ, mais aussi plus tard, pendant le transit et au moment de l'installation. Les individus les plus à même de retarder le moment du départ, seront sans doute les individus les plus robustes pour affronter les coûts imposés par la dispersion, tout simplement parce qu'ils devraient profiter de ce sursis pour acquérir une condition physique suffisante. *A contrario*, des individus quittant précocement le site de naissance pourraient être plus vulnérables. Ainsi, un quelconque facteur accélérant le départ pourrait avoir des conséquences dramatiques pour le jeune qui se disperse. Dans ce premier travail, nous tenterons d'appréhender l'effet d'une augmentation des interactions compétitives

avec la densité sur le moment du départ des jeunes. L'étude est conduite dans deux populations chassées contrastées en terme de densité: en Auvergne et en Beauce. L'hypothèse sous-jacente étant qu'une augmentation du niveau de compétition locale avec la densité peut contraindre le jeune à se disperser prématurément, et donc peut être en moins bonne condition physique qu'à faible densité.

3 A multi-event model to study stage-dependence dispersal in radio-collared hares: When hunting promotes costly transience

(Submitted to Ecology)

Alexis Avril, Jérôme Letty, Roger Pradel, Yves léonard, Hugues Santin-Janin and Dominique Pontier

Abstract. Dispersal is a key process in the evolution and dynamics of populations resulting from the combined action of factors acting at three stages: during departure, transience and settlement. Predation is often viewed as decreasing the overall dispersal efficiency by increasing mortality risk during transience and settlement. However, predation may also promote dispersal if individuals increase their chance of escaping predators.

In the present paper, we have developed a multi-event capture recapture model combining telemetry data and recoveries to investigate stage-dependence dispersal, by modelling separately the probability of leaving the original site; the probability of exploring and the probability of settling. This parameterization was then used on data of radio-collared hares monitored in a harvested population to address specific questions about the effect of human-related predation risk due to hunting, on survival and movements at each stage of dispersal.

We reveal that dispersal incurs a survival cost, especially during transience, and that individuals suffer from higher risks of being hunted during transience, and we show that individuals have a higher probability of leaving the original site during hunting. Those results confirm that increasing predation risk during transience makes dispersal costly, but in contrast, we suggest that predation may also promote dispersal by adding supplementary transients. We emphasize the need to take into account human pressures such as hunting as potential factors driving the evolution of populations.

Key words: dispersal costs, predation risk, capture recapture, telemetry, *Lepus europaeus*, radio-transmitter.

2.1 Introduction

Identifying the factors that shape dispersal and its costs is crucial in the understanding of the dynamics and evolutionary processes of local populations, because of the role of dispersal in gene flow, genetic drift, inbreeding, colonization and persistence of local populations (Hanski 1999; Clobert *et al.* 2001). Dispersal, *sensu stricto* the movement made by animals from one place to the place of a breeding attempt (Howard 1960), consists in three interdependent stages: emigration from the original site, transience and settlement onto a new site (Stenseth and Lidicker 1992a). The dispersal efficiency will depend on the ability of individuals to emigrate from the original site, but also on the fitness costs and constraints of movement to and settlement into the new site. Ultimately, the realized dispersal results from the combined action of different factors on each of the three stages of the process: a given factor may promote dispersal at one stage but also inhibit dispersal at another stage by decreasing survival of dispersers for instance, and reduce in turn the overall dispersal propensity (Ims & Hjermann 2001).

A widespread hypothesis is that dispersers experience higher survival costs compared to philopatric individuals, owing to the high energy demands required for the movement and especially because movements across and settlement into unfamiliar habitats expose dispersers to higher predation risks (Bélíchon *et al.* 1996; Yoder *et al.* 2004). The effect of predation on dispersal is often investigated through the survival cost and predation is often considered as a factor decreasing the dispersal efficiency. However, it is now widely accepted that dispersal is a condition-dependent strategy (Ims & Hjermann 2001) and may also serve as an adaptive response to escape predators (Weisser 2001). Spatio-temporal changes in the environment in terms of predation-risk and related disturbances would affect the overall habitat suitability, which in turn may favour or inhibit dispersal. For instance, an increasing level of predation-risk may induce increasing stress and fear levels, thereby triggering higher movement rates, movements into rescue zones (Tolon *et al.* 2009), and probably the individual decision to definitely leave the temporarily unfavourable patch. Temporal changes in predation may also influence habitat selection of dispersers and affect the success of dispersal during settlement into the new site, leading to an aborted and unsuccessful dispersal. However, empirical evidence describing the influence of temporal changes in predation on the dispersal decision, settlement decision and on survival of dispersers during transience and settlement, is still lacking (Weisser

2001), possibly owing to the difficulty of monitoring simultaneously changes in predation risk and dispersal of prey.

Taking advantage of a three year radio-tracking study in a harvested population of European hare *Lepus europaeus*, we investigated the influence of changes in predation pressure on each stage of dispersal. Dispersal in the European hare occurs preferentially in immature individuals from the end of summer until the end of autumn, overlapping with the hare hunting period (autumn) (Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011). In addition, some explorations outside of the usual home-range and of similar amplitude as dispersal were recorded during the hunting period, suggesting failed dispersal attempts and the possible role of changes in hunting pressure (Avril *et al.* 2011). Devillard and Bray (2009) found that hunters and predators are the main causes of disperser mortality in this species, but they did not specifically consider the stage of dispersal that incurs the main survival cost and the effect of hunting on dispersal movements. Here, we used the hare hunting period as an opportunity to investigate simultaneously the influence of temporally increasing predation risk on survival of dispersers at each stage of dispersal and on both the dispersal and settlement decisions.

Recent advances in Multi-State Capture Recapture (MS-CR) models allowed us to estimate simultaneously movement and survival-mortality parameters from capture-recapture data involving both live recapture and recoveries (Lebreton & Pradel 2002). Following the approach of Devillard and Bray (2009) we built MS-CR histories from the telemetry data, including information about the movement and survival state of hares, *e.g.* philopatric, transient, disperser, at each capture occasion, to estimate movement probabilities, the associated survival costs and the proportion of individuals dying from different causes. To gain information about the influence of factors such as hunting on movements and survival at each stage of dispersal, we decomposed the movement probabilities into three main parameters: the *site fidelity*, *i.e.* the complementary of the probability of leaving the original site (Grosbois & Tavecchia 2003), modelling the entrance in the common transience phase of both dispersal and explorations; the *exploration* rate, *i.e.*, the probability that an individual in transience does not settle in a new site but rather returns to its original site; and the *return rate*, *i.e.*, the probability that an individual that has dispersed abandons its new site to return to the original site. Using this parameterization, we thus specifically investigated (1) which dispersal stage incurs the main survival cost and whether dispersers experience higher survival costs during the hunting period, whether increasing predation due to hunting affects dispersal by (2) inducing supplementary dispersal or (3)

aborting the settlement phase and increasing the return rate of potential dispersers to the original site, and (4) whether short time explorations are triggered by hunting. Finally, because the detection probability of radio-collared animals mainly depends on the state of the radio-transmitter battery, which in turn may bias both movements and survival estimates (Nichols & Hines 1993; Pollock *et al.* 1995), we developed a multi-event model to account for the life expectancy of the radio battery. To do so, we introduced the transitions from individuals bearing a fully functioning radio-transmitter to individuals bearing a radio-transmitter with a waning signal that foretells the definitive failure of the battery at the next occasion.

2.2 Material and Methods

2.2.1 *Species and study site*

We studied a high density population of hares (about 41 hares/km²) located in an intensive cropping area in the region Centre (France, 47°44'35" N, 1° 21' 55" E). During 2003-2006, both juvenile (of less than 90 days) and adult hares (of more than 180 days) were trapped at night using unbaited boxes from April to September each year. Each hare was sexed, weighed and fitted with eartag (Presadom) and radiocollar (TW-5 Biotrack, Wareham, UK and TXH-2, Televilt, Lindsberg, Sweden; 50g, 1500m range, battery life 16 months) to study space use and dispersal behaviour. Age at first capture was known from body mass and skull length and was precisely estimated for individuals less than 90 days (see Bray *et al.* 2002, 2007 for more details). Radio locations were usually recorded once a week, sometimes more, by triangulation, always during the day when most hares rest in their den. Individuals were always sought by default near their trapping location, leading to a high rate of capture for stationary individuals. In contrast, hares having dispersed were not always immediately retrieved.

In that population, dispersal occurred mainly in immature individuals (<120 days old) and twice more in males than in females (Avril *et al.* 2011). Natal dispersal distances varied from 704 to 8916m, while philopatric juveniles generally remained around 500 from the birth site centre even though they could make some temporary explorations of amplitude >1000m similar to dispersal movements. Adults were highly philopatric but they could also make temporary explorations >1000m from the centre of their home range (see Avril *et al.* 2011).

During the three years of study, the hare hunting period started on the last week-end of September until the end of December, whereas the roe deer (*Capreolus capreolus*) drive hunt started at the same time and ended in March; although hares are not targeted by roe deer drive hunts, they may however suffer from the induced strong disturbance.

2.2.2 Multi-state capture-recapture histories

We summarized the three-year radio tracking data into capture-recapture histories constituted of discrete two-week capture occasions separated by a two-week interval. Each capture history started on March the 26th of the year of capture and ended two years later (25 capture occasions). We considered that all hares were captured during the same year to reduce the number of capture occasions (taking into account the year of capture would have led to 48 capture occasions and was computationally intractable). We chose a capture occasion of two weeks because (i) weekly radio-location of each hare was not regular in time and (ii) because a two-week period was sufficiently long to ensure that all radio-collared hares had been sought. We only considered individuals fitted with new radio-transmitters to model the life expectancy of the radio-transmitter battery properly. This yielded a total of 152 individuals (78 juvenile males, 3 adult males, 71 juvenile females). At the time of their first capture, juveniles were]30-90] days old.

As a proxy for the movement state of a hare at each capture occasion, we considered the distance from the location to the original site (*i.e.* the birth site/home range centre for juveniles/adults respectively). In case of multiple contacts during a capture occasion, we used the first location. We also reported the state of the collar battery that was known from the quality of the radio signal for each capture occasion. Finally, we included information about mortality causes that were obtained either by hunter reporting or when discovering the carcass of a radio-collared hare. Hunters were asked to report any killed radio-collared hare and to record the date of death. The location of hunting was not taken into account because it was not recorded as precisely as the telemetry locations. Mortality causes other than hunting were predation, traffic accident or unknown death. For individuals dead from causes other than hunting we could estimate both the location of death (using telemetry) and the date of death (to nearly one week because consecutive locations was separated by one week on average).

2.2.3 A multi-event frame-work

We analysed movements and fates of animals taking into account the radio-transmitter battery life. Since observations (events) at each occasion did not necessarily match states, the models used belong to the multi-event class of models that are an extension of MS-CR models dealing with state uncertainty (Pradel 2005). We considered a set Ω of 8 events coded from 0 to 7 and a set E of 16 potential states (Table 4).

We considered three movement states “stationary”, “transient” and “disperser” (respectively “S”, “T” and “D”) depending on the distance at which the individual was seen alive and its previous and future fate. Following Lebreton *et al.* (1999), we also included “Newly dead” states to bring on survival information carried by recoveries. We distinguished three “Newly dead states” according to the state in which the individual die and the mortality cause (Table 4). The last observable states were used to model the life expectancy of the radio-transmitter battery. For this purpose we introduced three “Nearly lost states”, one for each of the preceding movement states. These states were assigned to individuals having a waning radio signal and allow the transition from observable “alive states” to non-observable “alive lost states” with a radio-transmitter out of order.

We thus considered three non-observable “Alive lost states” to describe individuals alive with radio-transmitter out of order in each of the three preceding movement states. A “Newly dead lost” state (“ND^L”) was also assigned to individuals dying from causes other than hunting whatever the movement state at the time of death. The two other unobservable states were assigned to individuals in state “T” or “D” but not at risk of capture: we considered the states “Transient temporarily undetectable” and “Disperser temporarily undetectable”, (“T^u”, respectively “D^u”), that were assigned to individuals in state “T” or “D” not retrieved yet, with a functional radio-transmitter (Those states were identified when running the GOF tests, which showed that individuals in “S” at one particular occasion and disappearing at the next occasion, tended to reappear more than expected in “D”, suggesting that some individuals could not be immediately retrieved when they had dispersed; see Appendix 2.6.1) Finally, the state dead “†” was assigned to individuals dead since more than one capture interval, and was an absorbing state (Lebreton *et al.* 1999).

We constrained the capture probability to depend only on the distance at which a hare was located in alive or dead state. We considered two encounter probabilities: the encounter

probability p_1 for individuals detected at $<1000\text{m}$ from the original site the encounter probability p_2 for individuals detected at $>1000\text{m}$. Since we easily located stationary individuals remaining near their trapping location we expected p_1 to approach one. In the case of a hare recovered hunted, we fixed the capture probability to one because we assumed that all hunted hares had been reported. This hypothesis was required for parameter identifiability. All other states were not at risk of capture (unobservable states; $p=0$).

Table 4. States, corresponding abbreviations (nominal and numerical), corresponding events, and corresponding capture probability used in the model. The states ND^{TD} and ND^H are observable but bear uncertainty concerning the state (T or D) and the distance respectively, in which the hare is at a particular occasion. All other observable states are known with certainty at the time of capture. Temporary undetectable states and states related to individuals with a radio-transmitter out of order are not at risk of capture and so not observable.

| “State”/ nominal labelling | Corresponding event at occasion t | Numerical labelling | Capture |
|--|--|---------------------|---------|
| 1) Observable states | | | |
| “Stationary”/S | “seen alive <1000m” | 1 | p_1 |
| “Transient” /T - conditional on being S at occasion $t-1$ | “seen alive >1000m” | 2 | p_2 |
| “Disperser” /D - conditional on being T at occasion $t-1$ | “seen alive >1000m” | 2 | p_2 |
| “Newly dead stationary” /ND ^S | “recovered dead <1000m from causes other than hunting” | 3 | p_1 |
| “Newly dead transient or disperser” /ND ^{TD} | “recovered dead >1000m from causes other than hunting” | 4 | p_2 |
| “Newly dead hunting” /ND ^H | “recovered hunted < or >1000m” | 5 | 1 |
| “Nearly lost stationary” /N ^S | “seen alive <1000m with a waning radio signal” | 6 | p_1 |
| “Nearly lost transient” /N ^T | “seen alive >1000m with a waning radio signal” | 6 | p_2 |
| “Nearly lost disperser” /N ^D | “seen alive >1000m with a waning radio signal” | 7 | p_2 |
| 2) Non-observable states | | | |
| “Transient temporary undetectable” /T ^u - conditional on being S at occasion $t-1$ | “not seen” | 0 | 0 |
| “Disperser temporary undetectable” /D ^u - conditional on being T ^u at occasion $t-1$ | — | — | — |
| “Lost Stationary” /L ^S | — | — | — |
| “Lost transient” /L ^T | — | — | — |
| “Lost diperser” /L ^D | — | — | — |
| “Newly dead lost from causes other than hunting” / ND ^L | — | — | — |
| “Dead since more than one capture occasion” /† | — | — | — |

2.2.4 Model and parameter description

In our model, transitions between occasions t and $t+1$ were governed by the product of the state transition matrix $\phi_{t,t+1}$ and the encounter probability matrix B_{t+1} matrix. For a facilitated understanding, the transition probability matrix $\phi_{t,t+1}$ between occasion t and occasion $t+1$ was viewed as a five elementary step process corresponding to the product of the movement-transition matrix (T), the “temporary detectability” matrix (D), the survival matrix (S), the mortality cause matrix (M), and the collar battery matrix (C) such as $\phi_{t,t+1} = T.D.S.M.C$. In this parameterization, we assumed that movement between capture occasions t and $t+1$ occurred at the beginning of the interval between capture occasions to allow survival/mortality causes and capture probabilities to depend on the arrival state at occasion $t+1$ (Duriez *et al.* 2009). Each step involved different parameters described in Table 5. Full details about transition matrices are presented in Appendix 2.6.2. Figures 15 and 16 show the fate diagrams for hares bearing functional radio-transmitter and hares bearing radio-transmitter out of order respectively.

Table 5. List of parameters used in the model, model notations and their biological interpretation

| <i>Parameter</i> | <i>Biological significance</i> |
|--------------------------------|--|
| <i>Movement</i> | |
| μ | Site fidelity: probability that an individual in state S at occasion t remains into the state S at occasion $t+1$. |
| ε | Probability of “making an excursion” : probability that an individual in state T at occasion t returns to the state S at occasion $t+1$. |
| ρ | Probability of “returning” : probability that an individual in state D at occasion t returns to the state S at occasion $t+1$. |
| <i>Temporary detectability</i> | |
| ξ | Probability of “being temporarily undetectable”: probability that an individual in state T at occasion t becomes temporarily undetectable in state T ^u at occasion t |
| τ | Probability of “retrieving” : probability that an individual in state D ^u at occasion t becomes detectable again in state D at occasion t |
| <i>Survival</i> | |
| S_j | Probability that an individual alive at the beginning of the occasion t survives to the beginning of the occasion $t+1$ in state j |
| <i>Mortality</i> | |
| α_j | Probability that an individual in state j at occasion t is recovered hunted at occasion $t+1$, conditional on having not survived from the beginning of the occasion t to the beginning |
| <i>Collar battery</i> | |
| δ | Probability that radio-transmitter signal remains fully functional from occasion t to occasion $t+1$ conditional on the animal having survived from the beginning of occasion t |
| <i>Capture parameter</i> | |
| p_j | Detection probability at distance j at occasion $t+1$ |
| <i>Model notation</i> | |
| $S_{state+age}$ | Survival varying by state and age in an additive way |
| $S_{state*age}$ | Survival varying by state and age in interaction |

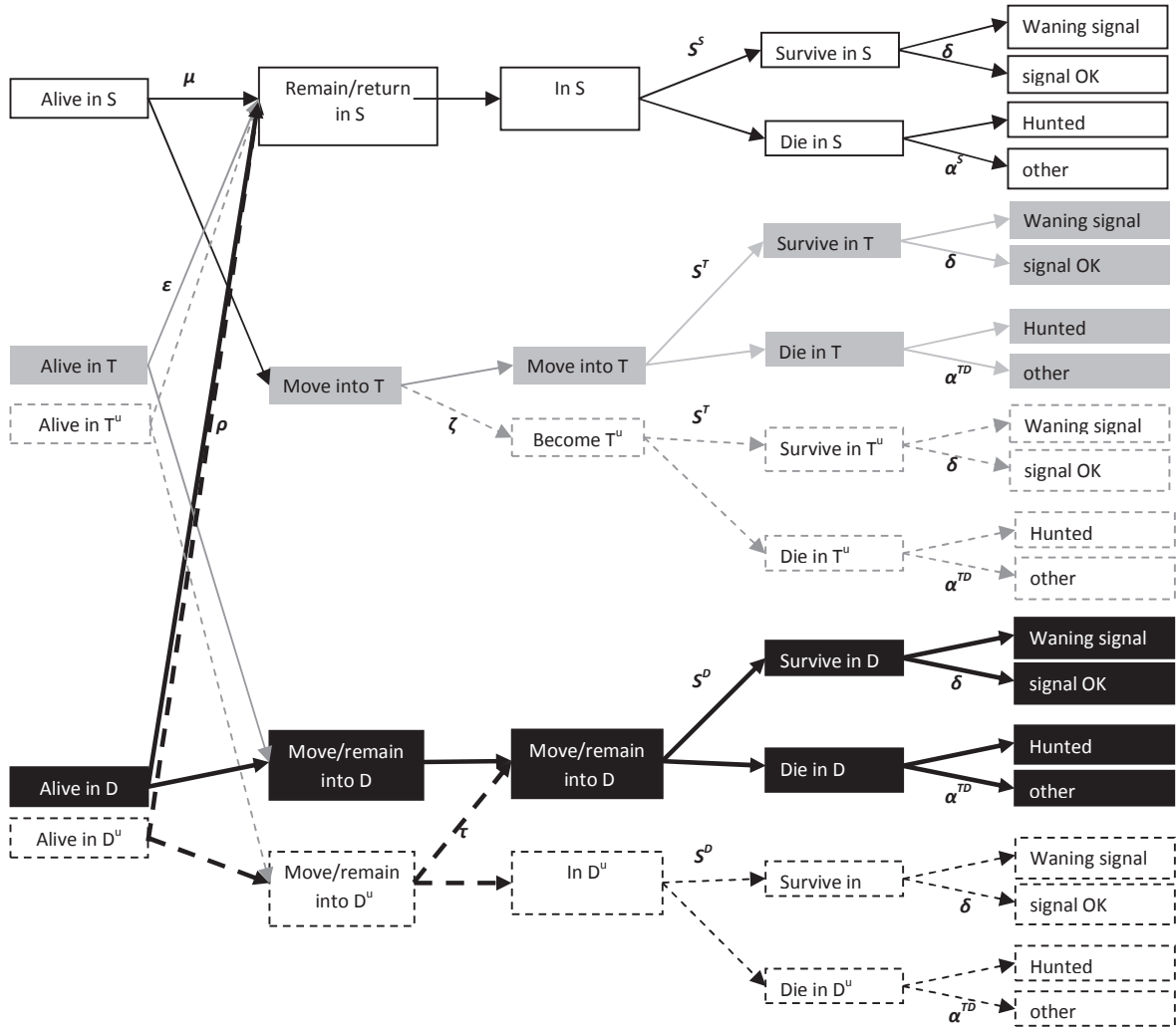


Figure 16. Fate diagram illustrating MS-CR model state transitions from occasion t to occasion $t+1$ of a radio-collared hare with a functional battery. Stationary hares (state “S”, white rectangles) can remain in state “S” with probability μ , or move into the “transient” state (“T”, grey rectangles) with probability $(1-\mu)(1-\zeta)$ or move into the state “transient” temporarily undetectable “T^u” (grey dashed rectangles) with probability $(1-\mu)\zeta$. Transient T and transient temporarily undetectable “T^u” can move into the states disperser “D” (black rectangles) respectively disperser temporarily undetectable “D^u” (black dashed rectangles) with probability $(1-\epsilon)$ or return in “S” with probability ϵ . Disperser “D” and disperser “D^u” can return in S with probability q , or remain in “D” respectively “D^u” with probability $(1-q)$. Disperser temporarily undetectable “D^u” can also become detectable again in “D” with probability τ . Hares in each of the previous states j can survive with probability S_j or die with probability $(1-S_j)$ and conditional on having died, they can die because of hunting with probability $(1-\alpha)$ or from causes other than hunting with probability α . Hares that survive can have their radio-transmitter waning with probability $1-\delta$ at the next occasion or not.

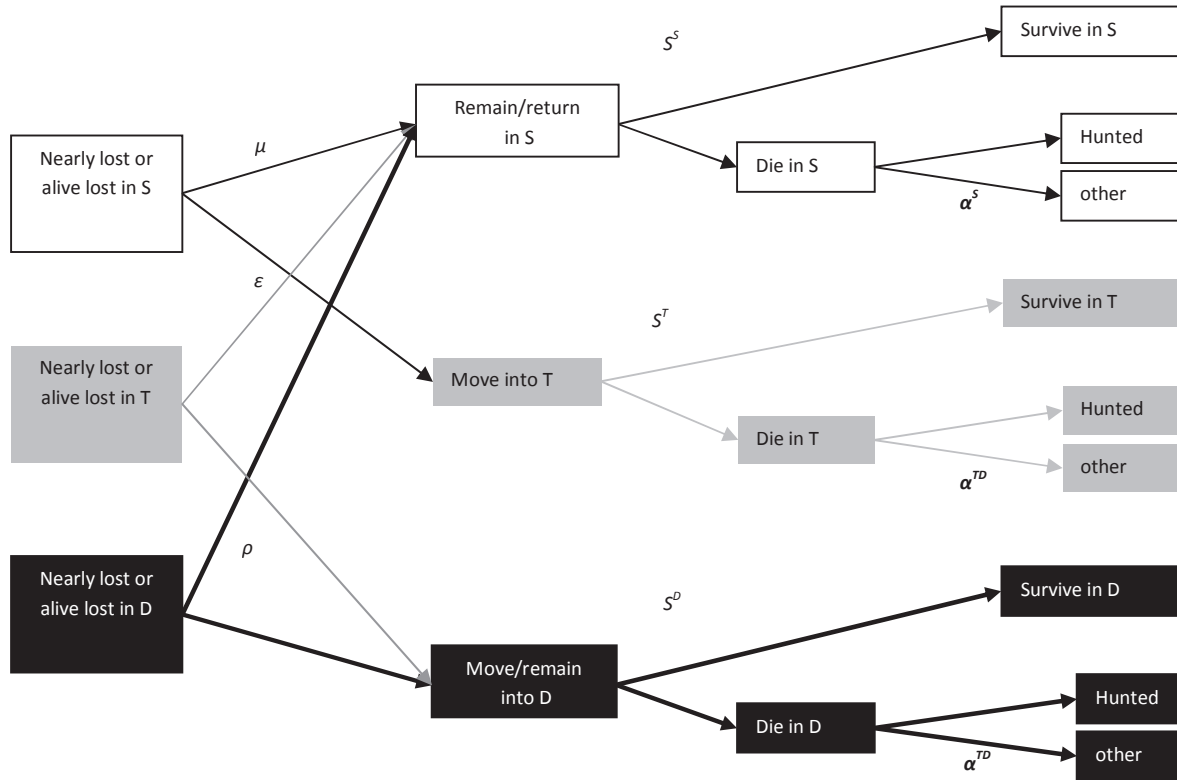


Figure 17. Fate diagram illustrating MS-CR model state transition from occasion t to occasion $t+1$ of radio-collared hare with a radio-transmitter failing (“Nearly lost” states) or out of order (“lost states”) at occasion t . Note that “Nearly lost states” at occasion t fall into “lost states” at the next occasion in an irreversible way. Lost individuals can become detectable again only by being hunted.

2.2.5 Modelling life expectancy of the radio-transmitter

We could not model directly the failure probability of the radio-transmitter by the transition probability from individuals with a functioning radio-transmitter to individuals with a radio-transmitter out of order, because it required the use of an intermediate state that was not at risk of capture leading to non separable estimates between the capture parameters and the parameter of interest, herein the failure probability of the radio-transmitter. Instead, we used the intermediate “Nearly lost” state at risk of capture that foregoes the definitive failure of the radio-

transmitter battery. We assumed that the loss of individuals at a given occasion was due to a radio-transmitter out of order when the VHF signal showed failure at the preceding occasion. Thus, the intermediate state allowed us to model the probability that the VHF signal wanes between occasion t and $t+1$, which gives the one month earlier probability that the collar battery definitely failed.

We modelled the probability $1-\delta$ that the VHF signal wanes at a given occasion as a linear function of the age of the battery using the logit link $Logit(\delta)=\beta_0+\beta_1X_i$, where X_i was a continuous time covariate indicating the number of capture occasions since the first capture. We investigated the influence of modelling the life expectancy of the radio-transmitter on the parameters of interest by comparing the estimates given by the best selected model with estimates of the model that do not account for the life expectancy of the radio-transmitter, *i.e.*, the same model without “Nearly lost” and “Lost” related states.

2.2.6 Goodness of fit tests

GOF tests of are not available for more complex models such as multi-event models with a mixture of live recaptures and dead recoveries (Pradel *et al.* 2003) such as the ones we needed for our analysis. Therefore, we resorted to ad-hoc procedures to examine lack of fit and variation in the data (see Appendix 2.6.1). Based on the GOF results, we added the states “T” and “D” in our model to take into account heterogeneity in the capture probability. To be conservative during model selection, we used an overdispersion coefficient $\hat{c} = 1.23$ estimated from the GOF tests.

2.2.7 Model selection

We used the program E-SURGE for model selection and parameter estimation (Choquet 2007; Choquet *et al.* 2009). We did not test for a time effect on the capture probability because of the increasing number of parameters and because the major part of capture heterogeneity was taken into account by the movement states. We constrained the probability of dying from a given cause to depend only on the distance at which the individual was recovered ($<$ or $>1000\text{m}$ from the original site) to avoid separability problems with state-dependent survival probabilities; we fixed the probability of being hunted to zero during the non-hunting period for hares. As a result, we only focused on factors affecting movement and survival. We

considered three potential endogenous and two exogenous factors that could influence both movement and survival probabilities:

- the *state* in terms of movements (“S” “T” or “D”);
- the *age* (juveniles-adults noted “*juv*” and “*ad*” when factors are tested separately on each age class);
- the sex;
- the hare hunting period noted *hper* modelled as a two level factor: hare hunting (autumn); non-hunting of hare (rest of the year) or alternatively,
- the period noted *per* modelled as a three level factor including the non-hunting period; the 3-month hare hunting period (autumn); and the roe deer drive hunt season (winter) including the beginning of hare breeding season.

We started with the general model $(\mu_{per}(\varepsilon)_{sex*juv+ad} \varrho_{per})$ for movement probabilities where both fidelity and return parameters depend on the period of the year as suggested by the GOF tests, and exploration rate, complementary to the dispersal rate, depends on age and sex of juveniles only as shown by previous works (Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011). Concerning survival probabilities, we started with the model $S_{state*age*sex}$ where survival was state-dependent and varied according to sex and age in a multiplicative way. Starting from that general model, we selected the main factors explaining variations in parameters in a three step approach:

(1) we first selected for the main biological factors explaining variations in survival parameters;

(2) we specifically tested for the effects of the hunting period on survival on the previous best selected model, and we then tested the effect of the distance (noted *dist*) from the original site on mortality causes;

(3) starting from the previously defined best model structure for survival and mortality cause parameters, and the general starting model $(\mu_{per}(\varepsilon)_{sex*juv+ad} \varrho_{per})$ for movement probabilities, we specifically tested for the main factors explaining variations in movement probabilities, following a two step approach: for each focal parameter, μ , ϱ or ε , we selected the best model structure, keeping the structure of the general starting model constant for the other movement parameters. Then, once the main source of variation in each focal parameter had been selected, we built a set of consensus models combining the best model structures for each focal parameter

and compared them to the whole set of models tested. The set of models used for movement parameters are described in Appendix 3.

We used the Akaike Information Criterion corrected for lack of fit and small sample size (QAICc) (Burnham & Anderson 2002) to perform model selection. We also computed at each step QAICc weights that were the normalized QAICc values which gave us the probability that the focal model was the best one compared to the other models of the step (Burnham & Anderson 2002). Because convergence on local minima is a typical concern in MS-CR analysis, we re-ran each model at least ten times using different random initial values. We also relied on E-SURGE (Choquet 2007; Choquet *et al.* 2009) to check for parameter identifiability (Gimenez *et al.* 2003) and boundary parameters.

2.3 Results

2.3.1 *Survival and mortality causes*

Before investigating the influence of the factors on variation of survival parameters, we first tested whether accounting for the distance on the capture parameter affected the fit of the general starting model. In the following selection procedure, the capture probability always varied with the distance, as the model with constant capture parameters did not fit the data better (QAICc=1628.80 *vs.* 1611.11). As expected, the capture rate approached one and was higher for individuals at <1000m from their originate site ($\hat{p}_1=0.97\pm0.01$, $\hat{p}_2=0.85\pm0.03$; estimates \pm SE given by the best selected model in the movement step).

Among the whole set of models used to assess the effect of biological factors such as state, age and sex, on survival (Table 6), the models S_{state} where survival was state-dependent only (QAICc=1597.94) and the model $S_{state+age}$ where survival varied with state and age (QAICc=1599.63) were retained as the most plausible ones. We therefore investigated the influence of the hunting period *hper* on survival probabilities, starting from the models S_{state} and $S_{state+age}$. The model $S_{hper+state}$ where survival varied with state and period in an additive way (QAICc=1594.40) and the model $S_{hper*age+state}$ where survival varied according to period and age in interaction plus an additive effect of the state (QAICc=1593.83), were retained as the most plausible models: they showed a higher support from the data than the previous model S_{state}

without the effect of the period ($\Delta\text{QAICc} > 3.54$) and fitted the data as well. Overall, survival was higher during the non-hunting period whatever the state (Fig. 18A, estimates given by the best selected model in the movement step). Stationary hares showed higher survival than any hares in other state ($\hat{S}^S = 0.94 \pm 0.01$; 0.89 ± 0.02 in non-hunting and hunting periods, respectively). Hares experienced the lowest survival during transience, *i.e.*, during the month following departure from the original site ($\hat{S}^T = 0.68 \pm 0.07$; 0.54 ± 0.06 in non-hunting and hunting period, respectively). In addition, the model $S_{\text{hyper} \times \text{age} \times \text{state}}$ revealed that juvenile hares in the dispersal state experienced lower survival during the hunting period than adults ($\hat{S}^D = 0.79 \pm 0.04$; 0.86 ± 0.04 in juveniles and adults, respectively).

Keeping the model structure $S_{\text{hyper} \times \text{state}}$ or $S_{\text{hyper} \times \text{age} \times \text{state}}$ for survival probabilities, and removing the effect of the distance from the original site on the proportion of individuals dying from different causes did not improve the fit of the models ($\text{QAICc} = 1596.51$, $\text{QAICc} = 1596.33$, for models $S_{\text{hyper} \times \text{state}}; a_{\text{hyper}}$ or $S_{\text{hyper} \times \text{age} \times \text{state}}; a_{\text{hyper}}$ respectively). Estimates of both models showed that the proportion of individuals dying from causes other than hunting was lower at a distance larger than 1000m ($\hat{\alpha}^S = 0.67 \pm 0.18$; $\hat{\alpha}^{TD} = 0.21 \pm 0.07$, respectively; Fig. 18B).

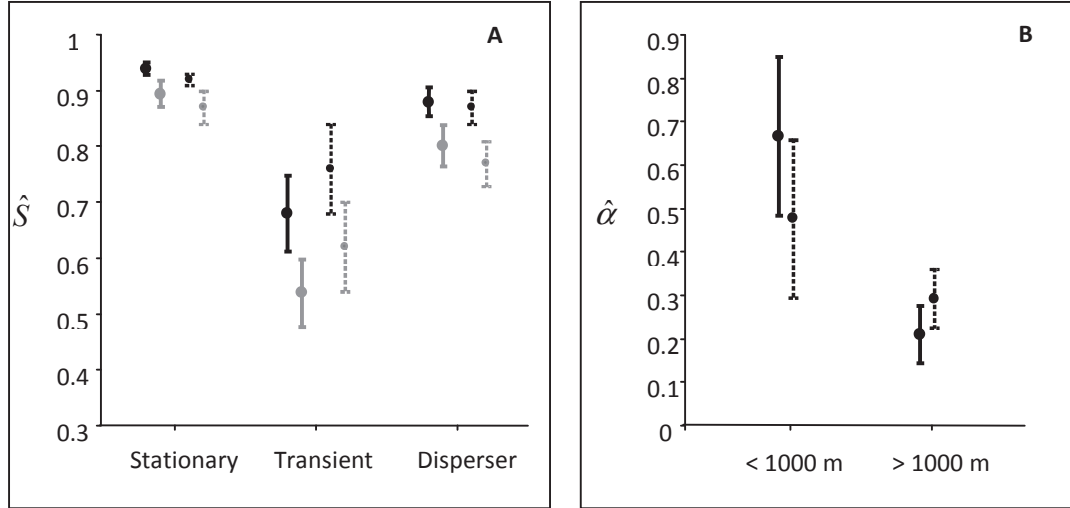


Figure 18. A: State dependent survival rates ($\hat{S} \pm \text{SE}$) according to the period of the year; black: non-hunting period, grey: hare hunting period. **B:** Proportions ($\hat{\alpha} \pm \text{SE}$) of individuals dying from causes other than hunting according to the distance (m) from the original site. Estimates derived from model $S_{\text{hyper} \times \text{state}}$ for survival and $a_{\text{hyper} \times \text{dist}}$ for mortality causes, respectively. Dashed bars: estimates ($\pm \text{SE}$) given by the model without accounting for radio-transmitter battery failure.

Table 6. Model selection based on QAICc for survival and mortality causes step. For each step the best model are shown in bold characters.

| <i>Model notation</i> | <i>np</i> | <i>Deviance</i> | <i>QAICc</i> | <i>ΔQAICc</i> | <i>QAICc weights</i> |
|---|-----------|-----------------|----------------|---------------|----------------------|
| 1) biological factors | | | | | |
| S_{state} | 20 | 1915.05 | 1597.94 | 0 | 0.49 |
| $S_{state+age}$ | 21 | 1914.54 | 1599.63 | 1.69 | 0.21 |
| $S_{state*age}$ | 23 | 1910.84 | 1600.83 | 2.90 | 0.12 |
| $S_{state+sex}$ | 22 | 1915.01 | 1602.11 | 4.18 | 0.06 |
| $S_{state*age+sex}$ | 24 | 1910.68 | 1602.82 | 4.88 | 0.04 |
| $S_{state+sex*age}$ | 23 | 1914.37 | 1603.70 | 5.76 | 0.03 |
| $S_{state*sex}$ | 23 | 1914.83 | 1604.07 | 6.14 | 0.02 |
| $S_{age*(state+sex)}$ | 25 | 1910.47 | 1604.77 | 6.83 | 0.02 |
| $S_{age+sex*state}$ | 24 | 1914.32 | 1605.78 | 7.84 | < 0.001 |
| $S_{state*(sex+age)}$ | 26 | 1910.52 | 1606.94 | 8.99 | < 0.001 |
| $S_{sex*(state+age)}$ | 25 | 1914.23 | 1607.83 | 9.89 | < 0.001 |
| $S_{state*sex*age}$ | 29 | 1907.78 | 1611.11 | 13.17 | < 0.001 |
| S_{age} | 19 | 1943.35 | 1618.85 | 20.92 | < 0.001 |
| $S_{(.)}$ | 18 | 1948.13 | 1620.65 | 22.71 | < 0.001 |
| $S_{age+sex}$ | 20 | 1943.22 | 1620.84 | 22.90 | < 0.001 |
| S_{sex} | 19 | 1947.95 | 1622.60 | 24.66 | < 0.001 |
| $S_{age*sex}$ | 21 | 1943.19 | 1622.92 | 24.98 | < 0.001 |
| 2) period | | | | | |
| $S_{state+age*hyper}$ | 23 | 1902.23 | 1593.83 | 0 | 0.40 |
| $S_{hyper+state}$ | 21 | 1908.11 | 1594.40 | 0.57 | 0.30 |
| $S_{hyper+state+age}$ | 22 | 1907.74 | 1596.20 | 2.37 | 0.12 |
| $S_{hyper*state}$ | 23 | 1906.32 | 1597.16 | 3.32 | 0.08 |
| $S_{hyper*(state+age)}$ | 25 | 1901.58 | 1597.54 | 3.71 | 0.06 |
| $S_{state*hyper+age}$ | 24 | 1906.30 | 1599.26 | 5.42 | 0.03 |
| S_{hyper} | 19 | 1927.19 | 1605.72 | 11.88 | 0.001 |

2.3.2 Movement step

We selected the best model structure for movement parameters, keeping the model structure for survival and mortality parameters, $S_{hper+state}; a_{hper*dist}$ constant. Following the principle of parsimony (Lebreton *et al.* 1992) we chose the model structure $S_{hper+state}; a_{hper*dist}$ rather than $S_{hper*age+state}; a_{hper*dist}$ for survival and mortality parameters. Starting from the other model did not change the following selection (results not shown).

In the fidelity step, the model $\mu_{per} \varepsilon_{juv*sex+age} \varrho_{per}$ where site fidelity depends on the period showed high support from the data compared to the other ones ($\Delta QAICc=7.50$) and was retained as the best model explaining variation in the fidelity rate. In the exploration rate, we retained three plausible models differing by less than 2 QAICc points from the best one where the exploration rate depended on the age-class only (model $\mu_{per} \varepsilon_{age} \varrho_{per}$). We did not consider the effect of the period *per* on the exploration rate because it led to non estimable parameters mainly due to insufficient data during the non-hunting period (there was no exploration during this time in the data set). Instead, we tested the effect of the hare hunting period *hper*. In the third step devoted to the return rate, adding the effect of sex and age did not increase the fit of the model compared to the one where the return rate was kept constant.

Given those results, we built a set of consensus models combining the best selected model structure for each focal parameter in the preceding steps and tested which one was best supported by the data. The best consensus model was the one where the fidelity rate depends on the period, and both the exploration and return rate depend on the age-class (model $\mu_{per} \varepsilon_{age} \varrho_{age}$). This consensus model fitted the data equally well as the five other ones ($\Delta QAICc < 2$), showing lower QAICc than any other models tested in the preceding steps. Among those 6 plausible models, the age factor explained the variation in the exploration rate in four of them, whereas the return rate was constant in three of them. We retained therefore the model $\mu_{per} \varepsilon_{age} \varrho_{(.)}$ as the one describing the main variations in the data, since it differed by 0.42 QAICc points from the best one and return rate estimates given by the model $\mu_{per} \varepsilon_{age} \varrho_{age}$ were low and similar whatever the age-class.

Estimates from the model $\mu_{per} \varepsilon_{age} \varrho_{(.)}$ showed that the site fidelity was high during the non hunting period (non-hunting: $\hat{\mu}=0.89\pm0.02$, roe deer hunt: $\hat{\mu}=0.91\pm0.03$), whereas it decreased significantly during the three months following the hare hunting beginning ($\hat{\mu}=0.72\pm0.04$) (Fig. 19A), and that the exploration rate was higher in adults than in juveniles

regardless of the sex or period of the year ($\hat{\epsilon}=0.56\pm0.13$; 0.25 ± 0.08 , respectively) (Fig. 19B). In addition, as suggested by the GOF tests, dispersing individuals were not always resought immediately and some of them disappeared definitely: among dispersing individuals, 25 % on average temporarily disappeared ($\hat{\zeta}=0.25\pm0.10$) while only 15% of them were retrieved later on in the dispersal state ($\hat{\tau}=0.15\pm0.10$). However, this concerned few individuals in the dataset: among the 152 individuals, 19 disappeared and were never retrieved and only 4 of them disappeared in the two months before the hare hunting period, suggesting that disappearing individuals were probably not related to unreported hunting.

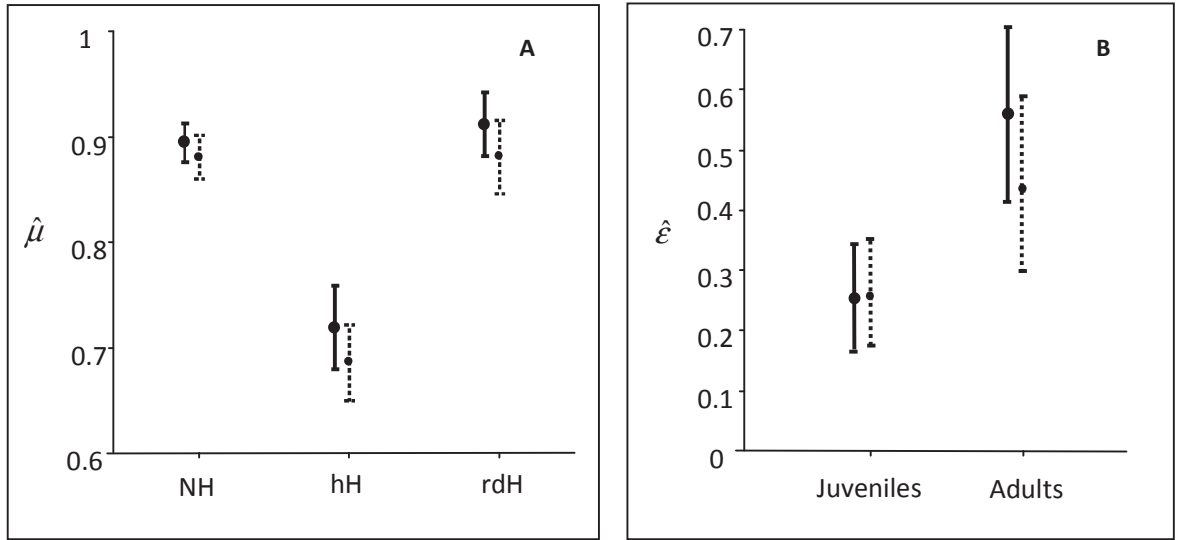


Figure 19. A: Fidelity rate estimates ($\hat{\mu} \pm \text{SE}$) according to the period of the year; NH: non-hunting period. hH: three-months following beginning of hare hunting. rdH: roe deer drive hunt and end of hare hunting. **B:** Exploration rates ($\hat{\epsilon} \pm \text{SE}$) according to the age of hares. Exploration rates are complementary to the dispersal rates. Estimates derived from model $\mu_{per\ \epsilon_{age}} Q(.)$. Dashed bars: estimates ($\pm \text{SE}$) given by the model without accounting for radio-life expectancy.

Table 7. Model selection based on QAICc for movement parameters. For each step the best models are shown in bold characters

| <i>Model notation/ step</i> | <i>np</i> | <i>Deviance</i> | <i>QAICc</i> | <i>ΔQAICc</i> | <i>QAICc weights</i> |
|--|-----------|-----------------|----------------|---------------|----------------------|
| <i>Fidelity step</i> | | | | | |
| $\mu_{per} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{per}$ | 21 | 1908.11 | 1594.40 | 0 | 0.97 |
| $\mu_{juv*sex+ad} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{per}$ | 21 | 1917.33 | 1601.90 | 7.50 | 0.02 |
| $\mu_{age} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{per}$ | 19 | 1929.81 | 1607.84 | 13.44 | 0.001 |
| $\mu_{sex} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{per}$ | 20 | 1929.44 | 1609.64 | 15.24 | <0.001 |
| $\mu_{(.)} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{per}$ | 20 | 1929.81 | 1609.94 | 15.54 | <0.001 |
| <i>Exploration step</i> | | | | | |
| $\mu_{per} \varepsilon_{age} Q_{per}$ | 20 | 1907.79 | 1592.04 | 0 | 0.32 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{(.)} Q_{per}$ | 19 | 1911.68 | 1593.10 | 1.07 | 0.19 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{hper+age} Q_{per}$ | 21 | 1907.16 | 1593.63 | 1.59 | 0.14 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{hper*age} Q_{per}$ | 22 | 1905.13 | 1594.08 | 2.04 | 0.12 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{per}$ | 21 | 1908.11 | 1594.40 | 2.36 | 0.10 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{hper} Q_{per}$ | 20 | 1911.63 | 1595.16 | 3.12 | 0.07 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{sex} Q_{age}$ | 20 | 1911.66 | 1595.18 | 3.14 | 0.07 |
| <i>Return step</i> | | | | | |
| $\mu_{per} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{age}$ | 20 | 1904.77 | 1589.58 | 0 | 0.43 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{(.)}$ | 19 | 1907.91 | 1590.04 | 0.46 | 0.34 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{sex}$ | 20 | 1906.88 | 1591.29 | 1.71 | 0.18 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{juv*sex+ad} Q_{per}$ | 21 | 1908.11 | 1594.40 | 4.82 | 0.04 |
| <i>Consensus models</i> | | | | | |
| $\mu_{per} \varepsilon_{age} Q_{age}$ | 19 | 1904.84 | 1587.54 | 0 | 0.26 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{age} Q_{(.)}$ | 18 | 1907.92 | 1587.96 | 0.42 | 0.21 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{(.)} Q_{(.)}$ | 17 | 1911.90 | 1589.11 | 1.56 | 0.12 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{age} Q_{sex}$ | 19 | 1906.93 | 1589.24 | 1.70 | 0.11 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{(.)} Q_{age}$ | 18 | 1909.83 | 1589.51 | 1.97 | 0.10 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{hper+age} Q_{(.)}$ | 19 | 1907.26 | 1589.51 | 1.97 | 0.10 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{hper+age} Q_{sex}$ | 20 | 1906.26 | 1590.79 | 3.25 | 0.05 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{hper+age} Q_{age}$ | 20 | 1907.16 | 1591.53 | 3.99 | 0.04 |
| $\mu_{per} \varepsilon_{(.)} Q_{sex}$ | 18 | 1925.38 | 1602.15 | 14.61 | <0.001 |
| $\mu_{(.)} \varepsilon_{(.)} Q_{(.)}$ | 15 | 1934.40 | 1603.24 | 15.70 | <0.001 |

2.3.3 Effect of modelling the radio life expectancy

According to our expectations and parameters given by the manufacturer, the life expectancy of the radio-transmitter decreased strongly after the 15th month of use (Fig. 20). Starting from the previous model, removing the radio-transmitter step did not drastically change capture, survival and movement parameters (Fig. 18 & 19). Not accounting for the radio-transmitter life expectancy decreased exploration rates in adults especially ($\hat{\epsilon}=0.56\pm0.13$ *vs.* $\hat{\epsilon}=0.43\pm0.12$, Fig. 19B). In contrast, it did not significantly affect survival, mortality proportions and capture estimates ($\hat{p}_1=0.97\pm0.13$, $\hat{p}_2=0.83\pm0.03$ *vs.* $\hat{p}_1=0.97\pm0.01$, $\hat{p}_2=0.85\pm0.03$ when accounting for the radio-transmitter).

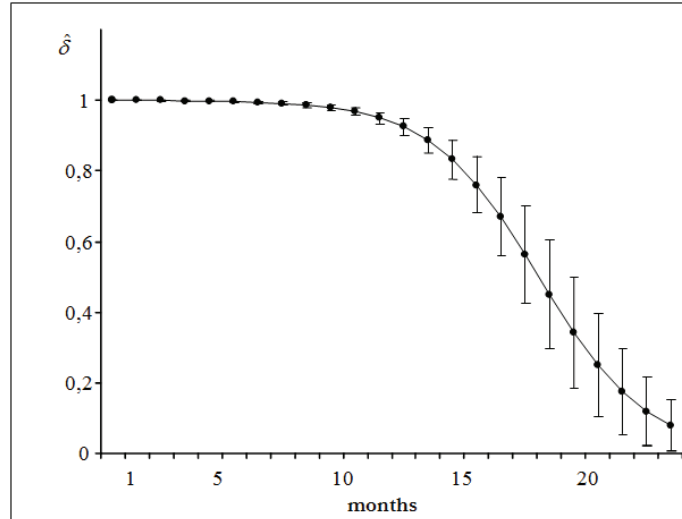


Figure 20. Probability (\pm SE) that the radio transmitter remains fully functional at the next capture occasion according to time in months.

2.4 Discussion

Mixture of telemetry data and MS-CR models to investigate stage-dependence dispersal

Most studies have focused on the conditions promoting departure of individuals from their originate site or on the factors affecting survival or habitat selection of dispersers after

settlement, but a detailed knowledge of the influence of these conditions on each stage of dispersal is lacking. For instance, few works focused on the transience phase, although this stage is a determinant step in the success of dispersal. Lack of empirical evidence may be due to the difficulty of recording dispersing individuals and collecting data simultaneously on both the dispersal state of individuals and the causes of death. Classical capture-recapture data and multi-state modelling may help to deal with these questions (Blums *et al.* 2003). However, it is often difficult to evaluate the associated cost of transience because we cannot always know precisely whether lost individuals were emigrant, dead philopatric and not recovered or disperser dead during emigration and not recovered (Daly *et al.* 1990). This precludes therefore the estimation of reliable stage-dependent dispersal rates and survival costs. This dilemma is illustrated by goodness of fit tests in our data showing that stationary individuals disappearing at one occasion tend to reappear later in a disperser state.

Based on previous works, our modelling approach allows one to obtain reliable estimates of the transitions between the different stages of dispersal, stage-dependent survival rates and to test several biological hypotheses about the influence of a factor at each stage of the behavioural process. This was facilitated using the European hare as a biological model since the three stage process of dispersal is easily recognised in the “one-way” behavioural pattern that is a quasi systematic pattern of dispersal of this species (Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011).

However, the use of telemetry data implies modelling additional detectability parameters compared to classical capture-recapture models because the detection of individuals will depend on 1) the state of the radio-transmitter, which can be functioning or out of order depending on the state of the battery, and 2) on the probability of finding an individual with a functional radio-transmitter in the prospecting area. We modelled the first as a logit continuous function decreasing as the monitoring duration increases. More appropriate functions such as a Gompertz function should be used instead, but the logit function was used here due to software compatibility constraints. The modelling of the second is more subjective and depends on the study context or the general experimental design. Here, we expected that the capture probability would approach one given the use of telemetry data. It would also vary according to the distance from which the individual had been captured for the first time. Accordingly, the capture rate approached one whatever the distance and it was higher when the individual was recorded at less than 1000m from the originate site. Such a high rate of capture could partially explain why modelling movement and fates of individuals without taking into account the radio-transmitter

battery did not change the results anymore. However, we found that removing the radio-transmitter information mainly affected the exploration rate estimate in adults, which was the only parameter in our model varying with the age-class. This may be explained by the fact that potential biases in parameter estimates due to the end of life of the radio-transmitter should concern mainly old individuals since most fitted hares were juveniles at the time of capture in our data. We emphasize that the selected model did not allow us to detect significant changes in parameter estimates when accounting or not for the life expectancy of the radio-transmitter, because few parameters were age-related. Nevertheless, we advocate modelling it for improving the reliability of parameter estimates and perhaps biological inferences in the context of sparser data. Furthermore, tests are needed to check that modelling this parameter does not affect the model selection.

Hunting decreases the site fidelity

As expected, movement of hares depended on the period. We showed that the site fidelity decreased during the months following the opening of hare hunting. Most of juveniles of the year disperse when they reach adult size, in July-October, overlapping thus with the beginning of hare hunting in October (Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011). The observed effect of the hare hunting period on site fidelity could be attributed to a higher rate of juvenile dispersal during this period. However, taking into account an age effect on the site fidelity did not improve the fit of the model (results not shown). Since both juvenile and adult hares exhibited a lower fidelity rate during the months following the beginning of hare hunting, and since adult dispersal has rarely been observed in adults (Avril *et al.* 2011), we confidently assessed that there was a true hunting effect on the site fidelity. Thus, departure of individuals from their original site may be favoured by hunting disturbance or increasing predation risks. On the other hand, returns to the original site following short time exploration or dispersal were not affected by the period. Short time exploration was partially explained by the age of the individuals. Such a result has to be related to dispersal, since in the present model exploration rate was complementary to dispersal rate and dependent upon non-fidelity. High exploration in adults compared to juveniles also means a high dispersal rate in juvenile compared to adult hares, which is concordant with natal dispersal in juvenile hares. Overall, our results showed that hunting may influence the individual decision to temporarily or permanently leave the original site. In particular, we showed that exploration movements occurred preferentially in adult hares and at the beginning of

hunting, and that dispersal, which is given by the product $(1-\mu)(1-\epsilon)$ may be favoured both in juveniles and adults at the beginning of the hunting period. Another study has found that hunting may induce breeding dispersal (in Tengmalm's Owl, *Aegolius funereus*, (Hakkarainen *et al.* 2001)). In our data, one female monitored during two successive hunting periods dispersed during each hunting period, which tended to confirm that hunting may induce dispersal in hares and perhaps breeding dispersal in females.

Transience makes dispersal costly mainly due to hunting

Some empirical studies have found that dispersers experienced lower survival than philopatric individuals (Van Vuren & Armitage in yellow-bellied marmots *Marmota flaviventris*, Yoder *et al.* 2004 in ruffed grouse *Bonasa umbellus*, Devillard & Bray 2009 in the European hare). In our population, hares leaving their birth site showed lower survival in the month following the decision to leave the originate site, *i.e.*, during the transience phase of dispersal or during the days following settlement into a new habitat. In addition, individuals far from their originate site suffered from higher risks of being hunted. In contrast, dispersing individuals having settled for more than two months experienced lower but comparable survival rates than philopatric hares. Those results suggest that dispersal in hares is costly in terms of survival especially during the transience phase of dispersal mainly owing to a higher exposure to predation, herein hunting. The hares rely on both their running capacities to escape from predators and cryptic strategies to reduce detection by predators (Cowan & Bell 1986). A hare moving across unfamiliar habitats, with low vegetation cover for instance should be more easily detectable and tractable by hunters, dogs, but also other predators such as foxes and raptors, making it a preferred prey during transience. Those results provide one of the rare empirical evidence of costly transience possibly owing to a high predation risk (see Van Vuren & Armitage 1994, Yoder *et al.* 2004 for other examples).

Conclusions and Management perspectives

In the present work, we confirmed that dispersers pay higher survival costs than philopatric hares (see Devillard & Bray 2009 for similar results in this species), but we showed that the survival cost occurred especially during the transience phase of dispersal. We also showed that hunting is one factor that may decrease the adaptive value of dispersal. Hunting may affect both philopatric individuals and dispersers, and dispersal may also be viewed as a

means of escaping from hunting (Weisser 2001). In particular, we found that hares responded to the beginning of hunting by a lower fidelity rate and perhaps dispersal.

In our study area the resource availability was thought to be highly spatially homogeneous (Avril *et al.* 2011) and this could partially explain why survival of dispersers after having settled was similar to that of philopatric hares. We emphasize the need to take into account the settlement habitat for dispersers to gain more insight into the mechanisms of the evolution of dispersal. In particular, in a more heterogeneous environment, the high cost of the transience phase should only be buffered if dispersers find more suitable habitat and successfully settle. We also emphasize that dispersing hares may be exposed to a higher hunting pressure during transience, perhaps during their movements from hunting to non-hunting zones, so the use of non-hunting zones may not be sufficient to improve the success of dispersers. As Devillard & Bray (2009) suggested, since most juvenile hares disperse from July to October, the hunting period could be delayed from October to November to ensure that most dispersers have successfully settled. In addition, although hunting is often viewed as harmful, we suggest here that it may also promote dispersal or trigger “additional dispersal” which in turn could increase the colonization ability of a given species with a low dispersal rate. Further studies should investigate the breeding parameters of dispersers in their new habitat to obtain an overall estimate of the cost/benefit ratio of dispersal in this species.

2.5 Acknowledgments

This study was supported by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) and the Fédération Départementale des Chasseurs du Loir-et-Cher (FDC-41). Many thanks are due to S. Devillard, Jean Dominique Lebreton and Remi Choquet. We also thank C. Carter and H. Donald who polished up the English. We are especially grateful to the people who worked to collect the data: L. Barbier, Y. Bray, C. Grimaldi, A. Jouaux, F. Lasguigne, K. Le Tohic, S. Longis, S. Marchandea, I. Mary, B. Mauvy, A. Roussel, A. Roobrouck, A. Thevenot, and all the agents of the ONCFS of Loir-et-Cher. Many thanks are due to J.L. Fesneau and J.P. Blot, who helped us to conduct the field work, but also to farmers and hunters of La Chapelle and Maves and their respective presidents J.C. Dodin and M. Huard. We are also grateful to G. Mettaye and S. Chantecaille of the FDC-41.

2.6 Appendices

2.6.1 Goodness of fit

GOF tests were developed for MS-CR data, in particular to assess the fit of the Jolly-Move model (Brownie *et al.* 1993), a model with fully time- and state-dependent parameters that generalizes the more common Arnason-Schwarz (AS) model (see Pradel *et al.* 2005 for more details). Unfortunately, similar tests are not available for more complex models such as the ones we needed for our analysis (Pradel *et al.* 2003). Therefore, we resorted to ad-hoc procedures to examine lack of fit and variation in the data; we ran two GOF tests on subsets of the data amenable to the multistate modelling. The first one uses all recaptures and recoveries but without taking into account the distance from the original location; the other uses the recapture data only but takes into account the distance at which the individual was detected. Both ignore the nature of the radio signal (fully functional or waning).

The GOF test for multistate data is divided into three main components that examine different departures from assumptions. One of them, test *WBWA*, examines whether animals tend to reoccupy a state previously occupied ('memory' effect); others (tests *3GSR* and *3GSm*) compare the fates of newly marked and previously marked individuals. The last two components (tests *MITEC* and *MLTEC*) examine whether individuals observed at time t have a changed catchability at time $t+1$ ('trap-effect') (Pradel 1993).

The global GOF tests performed on both the recapture and recovery data and the recapture data only were highly significant ($\chi^2=82.099$, $p<<0.001$, $d.f.=35$; $\chi^2=107.69$, $p<<0.001$, $d.f.=60$, respectively) mainly owing to a strong trap-dependence, as shown by the strongly significant test of the component *MITEC* ($\chi^2=61.141$, $p<<0.001$, $d.f.=18$, $\chi^2=56.979$, $p<<0.001$, $d.f.=14$, respectively) and a slight memory effect (test *WBWA* performed on the recapture data only, $\chi^2=16.111$, $p=0.096$, $d.f.=10$). Significant departures of the test *MITEC* were mainly carried by occasions 8, 9, 14, 16, 17, in both datasets. Occasions 8 and 9 correspond to the opening of the hunting period, whereas occasions 14, 15, 16, correspond to the months following the end of the whole hunting period (hare hunting and roe deer drive hunt). The GOF tests performed on recapture data only with two states showed in particular an excess of individuals not seen but known to be alive at these occasions, seen before at $<1000\text{m}$ from the original site, and relocated later at $>1000\text{m}$ from the original site. We interpreted these results as arising from

individuals dispersing during these occasions that needed more time than usual before being retrieved and located in the dispersal state, because these individuals might have moved longer distances from the birth-site/home-range centre than usual. Removing the *MITEC* component led to a satisfactory global test in both cases ($\chi^2=20.958$, $p=0.23$, $d.f.=17$; $\chi^2=50.711$, $p=0.29$, $d.f.=46$). We therefore added the states “Transient temporary undetectable” and “Disperser temporary undetectable” in our model to take into account such heterogeneity in the detection probability and we used an overdispersion coefficient \hat{c} ($= \chi^2/d.f. = 1.23$) estimated from the remaining components, *i.e.* without test MITEC, as the least favourable of the two calculated, to be conservative during model selection.

2.6.2. Model structure

We divided the survival-transition probability matrix into the product of five elementary matrices (*c.f.* the five following pages). We presented below the corresponding matrices used in E-SURGE (Choquet *et al.* 2009). Each matrices are row stochastic (the sum of each row equal one) and the complementary parameter is indicated by a “*”.

1. The first elementary matrix (M) (reverse side) draws the movement-transition probabilities from states “S” “T” “D” and “T^u”, “D^u”, at occasion t (rows) to the intermediate alive states “A” “alive in state j ” at occasion $t+1$ with a functional collar battery. We considered three parameters to describe the movements performed by hares: the site fidelity μ for transitions “S-T” and “S-T^u”, complementary to the entrance in transience. the exploration rate ϵ for transitions “T-S” and “T^u-S”, complementary to the dispersal rate and the return rate ρ for transitions “D-S” and “D^u-S”. Those movement-transition probabilities also map the transitions from the “Nearly lost states” “NL _{j} ” *i.e.* “Nearly lost in state j ” with a collar battery failing at occasion t and “lost states” “L _{j} ” *i.e.* “lost in state j ” with collar battery out of order at occasion t to lost states with a collar battery out of order at occasion $t+1$. Note that the lost states “LT^u” and “LD^u” do not exist because the states “transient/disperser temporary undetectable” are depending upon a functional collar battery. Finally, the state † was an absorbing state devoted to transitions for individuals died since more than one capture interval.

| | A ^S | A ^T | A ^D | A ^{Du} | AI ^S | AI ^T | AI ^D | † |
|-----------------------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---|
| S | μ | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| T | ϵ | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| D | ρ | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| T ^u | ϵ | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 |
| D ^u | ρ | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^S | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * |
| ND ^D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * |
| ND ^{T^u} | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * |
| ND ^H | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * |
| NL ^S | 0 | 0 | 0 | 0 | μ | * | 0 | 0 |
| NL ^T | 0 | 0 | 0 | 0 | ϵ | 0 | * | 0 |
| NL ^D | 0 | 0 | 0 | 0 | ρ | 0 | * | 0 |
| NL ^{T^u} | 0 | 0 | 0 | 0 | ϵ | 0 | * | 0 |
| NL ^{D^u} | 0 | 0 | 0 | 0 | ρ | 0 | * | 0 |
| L ^S | 0 | 0 | 0 | 0 | μ | * | 0 | 0 |
| L ^T | 0 | 0 | 0 | 0 | ϵ | 0 | * | 0 |
| L ^D | 0 | 0 | 0 | 0 | ρ | 0 | * | 0 |
| ND ^L | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * |
| † | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * |

2. The second matrix (D) was devoted to model the transition from the previous observable state to the temporary undetectable non observable states. ζ is the probability that an individual alive in state “T” “ A^T ” at t became temporary undetectable at $t+1$ “ A^{Tu} ”. τ is the probability that an individual alive temporary undetectable in state “D”, “ A^{Du} ” becomes detectable again in state “D”, “ A^D ”:

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{c} A^S \\ A^T \\ A^D \\ A^{Du} \\ Al^S \\ Al^T \\ Al^D \\ \dagger \end{array}
 \begin{pmatrix}
 * & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & * & 0 & \xi & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & * & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \tau & 0 & * & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & * & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & * & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & * & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & *
 \end{pmatrix}
 \end{array}$$

3. The third transition matrix (S) was devoted to the state-dependent survival probabilities. We considered three survival parameters noted “S” each one depending respectively on the movement-state j . “S” “T” or “D” occupied by the individual at the end of the capture interval between occasions t and $t+1$. Those parameters allowed the transitions from the alive states (rows) to the intermediate alive states “A” and alive lost states “Al” and intermediate newly dead states “nd” (columns). Note that we confounded the intermediate states “newly dead in T” and “newly dead in D” into the unique intermediate state “newly dead in TD” noted “nd^{TD}” because they lead to the same event in the capture-recapture histories (*i.e.* died at more than 1000m from the birth site/ home-range centre):

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{c} A^S \\ A^T \\ A^D \\ A^{Tu} \\ A^{Du} \\ Al^S \\ Al^T \\ Al^D \\ \dagger \end{array}
 \begin{pmatrix}
 S^S & 0 & 0 & 0 & 0 & * & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & S^T & 0 & 0 & 0 & 0 & * & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & S^D & 0 & 0 & 0 & * & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & S^T & 0 & 0 & 0 & * & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & S^D & 0 & 0 & * & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & S^S & 0 & 0 & * & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & S^T & 0 & 0 & * & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & S^D & 0 & * & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & *
 \end{pmatrix}
 \end{array}$$

4. The mortality cause step (M) (back side) following the survival transition matrix involves the parameters α_j , α_j being the proportion of individuals “newly dead” in state j dying from hunting. As a consequence $1-\alpha_j$ is the probability of dying from causes other than hunting in state j . Those parameters map the transitions from the previous intermediate “Newly dead in state j ” “nd” to the observable “Newly dead states in state j ” “ND” at occasion $t+1$. We considered only two parameters due to the need of parameter identifiability: the probability of dying of a given cause at less than 1000m from the birth-site/home-range centre α^S and the probability of dying of a given cause at more than 1000m from the birth-site/home-range centre α^{TD} :

| | A^S | A^T | A^D | A^{Tu} | A^{Du} | ND^S | ND^D | ND^{TD}_u | ND^H | AI^S | AI^T | AI^D | ND^L | \dagger |
|-----------|-------|-------|-------|----------|----------|------------|---------------|---------------|--------|--------|--------|--------|---------------|-----------|
| A^S | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| A^T | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| A^D | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| A^{Tu} | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| A^{Du} | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| nd^S | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | α^S | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| nd^{TD} | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | α^{TD} | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| nd^{Du} | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | α^{TD} | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| AI^S | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 |
| AI^T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 |
| AI^D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 |
| ndl^S | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | α^S | 0 |
| ndl^D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | α^{TD} | 0 |
| \dagger | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * |

5. The last transition matrix (C) modelled the probability that the collar battery breaks down between occasion t and occasion $t+1$. Thus it only concerned the transition probabilities from the alive states “A^S”, A^T”, “A^D”, “A^{Tu}”, “A^{Du}” to the corresponding “Nearly lost” in state j “NL^j”. δ is the probability that an individual has a collar battery that remains fully functional from occasion t to the occasion $t+1$. $1-\delta$ is the probability that the collar battery starts failing at occasion $t+1$ such as the battery was definitely out of order at occasion $t+2$

| | S | T | D | T ^u | D ^u | ND ^S | ND ^D | ND ^{T^u} | ND ^H | NI ^S | NI ^T | NI ^D | NL ^{T^u} | NL ^{D^u} | L ^S | L ^T | L ^D | ND ^L | † |
|-----------------------------|----------|----------|----------|----------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------------------|-----------------------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|---|
| A ^S | δ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| A ^T | 0 | δ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| A ^D | 0 | 0 | δ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| A ^{T^u} | 0 | 0 | 0 | δ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| A ^{D^u} | 0 | 0 | 0 | 0 | δ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^S | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^{T^u} | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^H | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| AI ^S | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 | 0 |
| AI ^T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 | 0 |
| AI ^D | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 |
| ND ^L | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 |
| † | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * |

Finally the encounter matrix (B) gave the encounter probabilities for each of the observable states:

| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|-------------------|---|-----------|-----------|-----------|-----------|---|-----------|-----------|
| S | * | <i>p1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| T | * | 0 | <i>p2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| D | * | 0 | <i>p2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tu | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Du | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^S | * | 0 | 0 | <i>p1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^D | * | 0 | 0 | 0 | <i>p2</i> | 0 | 0 | 0 |
| ND ^{TDu} | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^H | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | * | 0 | 0 |
| NL ^S | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | <i>p1</i> | 0 |
| NL ^T | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | <i>p2</i> |
| NL ^D | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | <i>p2</i> |
| NL ^{Tu} | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| NL ^{Du} | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| L ^S | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| L ^T | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| L ^D | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ND ^L | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| † | * | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

2 Explorations movements in juvenile European hares (*Lepus europaeus*): Dispersal attempts or hunting-induced agitation?

(Draft)

Alexis Avril, Jérôme Letty, Yves Léonard, Clément Calenge and Dominique Pontier

Abstract. Movements of animals have important consequence at both the individual and population levels. Dispersal is one of the most studied movements because of their strong implications in the evolution and the dynamic of populations. In contrast exploration movements often paid less attention. However, exploration may respond to important biological processes such as mating, home-ranging, predation avoidance, and may have also important consequences at the individual and in turn at the population level. In addition, exploration is often treated independently of dispersal while it is a key step in dispersal and may help individuals to gain cues about the surrounding environment prior to disperse.

In the European hare, explorations occur preferentially in juveniles when most of hares disperse and overlap with the beginning of the hare hunting period. The determinism of such behaviour has not been studied yet. In the present work, we specifically investigated whether exploration in hares could be dispersal attempts or movements prior to dispersal to get information of the surrounding environment, or in contrast, whether those movements were more related to other factors such as hunting.

Contrary to natal dispersal events, we did not find male-bias in the propensity of making explorations. Explorations occurred more in juveniles than in adults, later in the season than natal dispersal and more during the hare hunting period and the mating season. We suggest that explorations may respond to hunting avoidance and that individual experience may prevent the animal from costly explorations. Overall our results underline the need to account for human-related predation as potential factors driving space-use of animals in harvested populations.

Key words: social fence, predation avoidance, extra home-range movements, telemetry, dispersal stage.

3.1 Introduction

Movements of animals underline many biological processes from the individual levels (*e.g.* home ranging, mating, foraging) to the population levels (*e.g.* population persistence, population connections, invasions) (Hanski 1999). Because of its strong implication in the evolutionary dynamics of population, one of the most studied movement in ecology is dispersal, *i.e.*, the permanent movement of juveniles from the birth place to the place of first breeding attempt (natal dispersal) or the movement of adults between two breeding places (breeding dispersal) (Hanski 1999; Clobert *et al.*, 2001; Bowler & Benton 2005). Another well described movement in animal concerns temporary short time explorations outside the usual home-range. These movements may be related to foraging, mating activities (Sandell 1986; Richard *et al.* 2008), they may be movements into refuges responding to temporary increasing predation pressure, or they may be movements related to dispersal. Explorations are often treated independently of dispersal, as if explorations and dispersal were mutually exclusive behaviours, although explorations are a key determinant step in the realized dispersal.

Indeed, dispersal consists in three inter-dependent phases: departure from the original place, exploration (the so-called transience phase) and settlement into the new place dispersal (Stenseth and Lidicker 1992a). Dispersal across and into unfamiliar habitat is thought to be costly owing to a high exposure to predation (Yoder *et al.* 2004), high energy expenditure and because the animal have not a complete knowledge of its surroundings so that it cannot foresee the benefit of its dispersal at the time of departure. Because the cost/benefit ratio of dispersal mostly depends on the relative conditions encountered on the original and the settlement places, explorations may help the animal to evaluate the gain of its movement using cues about its surroundings, this in turn buffering potential cost of dispersal (Van Moorter *et al.* 2008). Hence, explorations are probably determinant in the individual decision to settle in a given place, pursue the exploration phase or abort dispersal depending on the conditions encountered during this phase (Roper *et al.* 2003; Haughland & Larsen 2004). For instance, frequent aggressive encounters with residents in a high density area (the so-called ‘social fence’ hypothesis (Hestbeck 1982; Roper *et al.* 2003; Haughland & Larsen 2004)) or increasing predation pressure in surroundings during exploration may reduce the chance of settling and constrain the individual to abort dispersal and remain philopatric. Hence, identifying the factors that may affect the success of settlement is crucial in our knowledge of the dispersal efficiency of a given species.

In the European hare *Lepus europaeus*, a common harvested species, natal dispersal is male-biased and occurs preferentially from the end of summer until the end of autumn, overlapping thus with the beginning of hare hunting (autumn) (Bray *et al.* 2007, Avril *et al.* 2011). Natal dispersal in that species has also been shown to be inversely related to the densities, the low dispersal rate at high density being attributed to the ‘social fence’ effect (Bray *et al.* 2007). Concomitantly, temporary exploration movements outside the usual home-range have been frequently observed in juveniles and more during autumn (Bray *et al.* 2007, Avril *et al.* 2011), but the determinism of such behaviour still remains unknown. On the one hand, given that extra home-range movements mainly concern juveniles, we expect that they refer to dispersers in search of new sites but failing to settle owing to the unavailability of vacant places in high density area (‘social fence’ hypothesis) or because of hunting-related disturbances in the surroundings in autumn. On the other hand, since explorations occurs preferentially in autumn and so during the hunting period, one can also simply view those movements as means to escape from temporary increasing predation, such as movements into refuges for instance, and hence to be movements probably more independent of natal dispersal.

Benefiting from three-years radio-tracking study of European hares in a high density and harvested population, we specifically investigated here whether (1) explorations in juvenile hares refers to failed dispersal attempts owing to unavailable vacant places or increasing hunting related disturbances during settlement or in contrast, (2) whether these movements are mainly triggered by increasing hunting pressure. Under the first hypothesis, dispersers and explorers should behave similarly: if explorations are dispersal attempts or movements prior to dispersal, we expect the date of departure for exploration to coincide with the date of departure of previously recorded dispersal events in our population and exploration rates to be biased toward males as natal dispersal rates. If this is true, we look at the period when most explorations occur to gain insights about the role of hunting in the settlement failure. Under the second hypothesis, we expect the date of departure for explorations to occur preferentially during the non-hunting period, the propensity of making explorations to be higher during the hunting period contrary to the non-hunting periods, regardless the age and sex of the hares.

3.2 Material and Methods

3.2.1 *Species and study site*

We studied movement of juvenile hares during 3 years using radio-telemetry from 2003 to 2005, in a harvested high density population (41 hares/km²) located in an intensive cropping area in the region Centre near Blois (France, 47°44'35" N, 1° 21' 55" E). The European hare is a common game species. In our population, the hunting period began the last week-end of September each year until the end of the year, *i.e.* the 267th Julian day of the year.

The European hare is a polygynous-promiscuous medium sized mammal living in temporary feeding groups with no stable social structure (Cowan & Bell 1986). As expected in a polygynous-promiscuous mating system, natal dispersal rates in our population were shown to be male-biased, with males dispersing in average twice more than females, and age related, most of dispersal events occurring preferentially in immature individuals, between 3 and 5 months old (Avril *et al.*, 2011), when most of them reach adult size.

The breeding season generally starts in midwinter (January-February) and lasts in midsummer exceptionally in September (Caillol *et al.* 1992; Marboutin *et al.* 2003). Females may have two to several litters during the breeding season and litter size averages 3 to 5 leverets. Leverets generally reach adult body size at the age of 4 months, and physiological sexual maturity between 4 and 6 months (Caillol *et al.* 1992; Lincoln 1976). Sexual maturity mostly depends on the photoperiod. Leverets born earlier in the season may be sexually mature at the age of 4 months (sometimes 3 months in males), whereas those born at the end of the reproductive season may reach sexual maturity the year following their birth year (Caillol *et al.* 1992; Lincoln 1976).

3.2.2 *Radio-telemetry and movement patterns*

215 hares (184 juveniles and 31 adults) were trapped using unbaited box (Bray & Léonard, 2000) during six trapping sessions from April to September each year. Each hare was sexed, weighed and fitted with eartags (Presadom) and radiocollars (TW-5 Biotrack, Wareham, UK and TXH-2, Televilt, Lindsberg, Sweden; 50g, 1500m range, battery life 16 months). Radio-locations were usually recorded once a week by triangulation and always during the day when most of hares rest in their den (Tapper and Barnes, 1986).

Age at first capture was assessed from body mass (leverets [0-90[days old, juveniles [90-180[days old, adults >180 days old) (see (Bray *et al.* 2002; Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011 for more details). Among the 215 individuals, 89 juveniles and 19 adults were excluded from the dataset because (a) they die soon after having been collared, (b) the radio-monitoring was too short (< 10 locations), (c) age of individuals was unreliably estimable between juveniles and adults, (d) or they dispersed soon after the capture suggesting plausible capture effect (see Avril *et al.* 2011 for more details).

In our population, we defined philopatric movements as all movements performed by juvenile hares below the minimal dispersal distance ($DD_{min} = 588\text{m}$) from the estimated birth place (Avril *et al.* 2011). The DD_{min} was estimated using locations of adults monitored during the three years study in our population (see Avril *et al.* 2011 for more details).

Following a trackogram classification (McShea & Madison, 1992), four movement patterns have been identified in that species (Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011). “Stationary” patterns concerned movements remaining inside the usual natal home-range (*i.e.* below the DD_{min} from the estimated birth site centre) while “explorer” patterns related to temporary movements outside the natal home-range (*i.e.* beyond the DD_{min} from the estimated birth site centre) and return later on. The two second kinds of movement related to realized dispersal. “Shifter” dispersal patterns described individual that leaves progressively its natal home-range and move definitely beyond the DD_{min} from the estimated birth site centre. “One-way” dispersal movements related to a brief and permanent departure from the natal home-range and settlement in a new disjunctive one beyond the DD_{min} .

In the present study, which aims at testing whether explorations could be dispersal attempts, we considered as explorations only explorer pattern movements performed at more than 704m from the birth place/ home range centre, *i.e.* at a distance at least equal to the minimal observed dispersal distance in our population (Avril *et al.* 2011) (Fig. 21). Such a rule prevented to assert unreliable exploration when the movement was performed near the usual home-range *i.e.* around the DD_{min} .

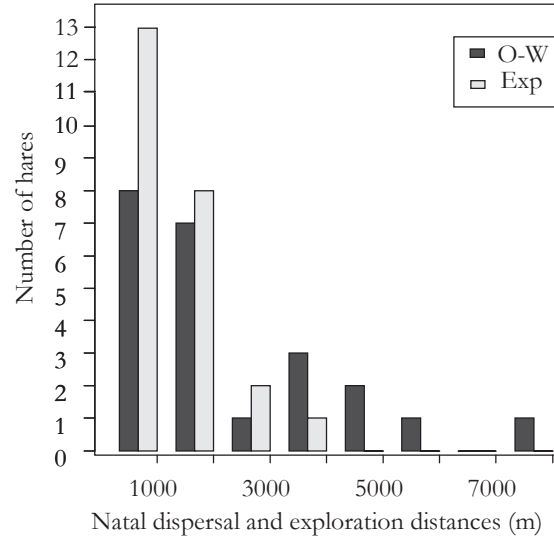


Figure 21. Distance moved from the birth site/home-range centre during “one-way” dispersal movements (“O-W”, dark gray bars) and first exploration movements at more than 704m from the centre of the birth place/home-range (“Exp”, light gray bars).

3.2.3 Statistical analyses

Effect of the pattern on the date of departure

We investigated the effect of pattern (“one-way” and “explorer”) on the date of departure (JDa) using the 24 “explorer” making explorations at more than 704m and the 23 “one-way” dispersers previously identified in juvenile hares. For “one-way” dispersal patterns, the date of departure was given by the date of dispersal, *i.e.* the Julian date when the individual was seen for the last time below the DD_{min} . For “explorer” patterns, we considered the first exploration made by the animal as the onset of the pseudo-dispersal attempt: we used also the Julian date when the individual was seen below the DD_{min} before making the first exploration, as the date of departure. For both patterns, the date of departure was thus given by the Julian date when the individual temporarily or permanently left its usual home-range making movement at more than 704m from its birth site centre.

Juvenile hares were captured in different cohorts in the year staggering from May to September (explorer females ($n=16$), range=[125-264]; explorer males ($n=8$), range=[128-257], one-way females ($n=7$), range=[168-238]; one-way males ($n=16$), range=[114-250]). Hence, the date of departure should primarily depend on the date of capture (JDi) and/or age of hares at

the time of capture. For instance, the more a hare was captured late in the year, the more we expect the departure to occur late, and this in turn could bias the results if hares of each pattern were born or trapped in different cohorts in the year. Age in hares at the time of capture was estimated using body mass at this time (see Bray *et al.* 2002, 2007; Avril *et al.* 2011 for more details) but was not precise enough to give reliable estimate of age in days. To make sure that the plausible pattern effect on the date of departure is not confounded by a cohort or an age effect, we always accounted in our analyses for the date of capture and body mass (*BM*) at the time of capture. Therefore, we specifically tested the effect of the pattern and sex on *JDd* before having adjusted for *JDc* and *BM* using the general starting ANCOVA model:

$$\log(JDd)=BM+JDc+sex+pattern+JDc*pattern+\varepsilon.$$

The response variable was log-transformed before the analysis because the distribution of *JDd* was skewed. We did not test for high interaction levels because of the sparseness of the data. However, we tested for the interaction *JDc*pattern* to specifically investigate the dispersal attempt hypothesis. Indeed, if both patterns obeyed to similar factors, *i.e.* if explorations were dispersal attempts or explorations prior dispersal, we expected *JDd* to be equal in both patterns after accounting for *JDc* and *BM*, or to vary with *JDc* and the pattern in an additive way, exploration departure occurring earlier than previously recorded one-way departures. In contrast, if explorations were not related to dispersal, but instead due to hunting disturbances for instance, we expect the interaction *JDc*pattern* to be significant, and explorations occurring preferentially during the hunting season. We selected the factors explaining variation in *JDd* using a backward stepwise procedure and classical Fisher tests starting from the general model down to the simple effect of the factors. We used Software R 2.10 for the analyses (R Development Core Team 2004).

Factors affecting the probability of making explorations

We explored the effects of *sex*, *age* and period (*per*) on the probability for a hare to temporarily leave its usual home-range at more than 704m (noted *dexp*) using logistic models. We run the analysis on a dataset composed of 65 juveniles and 10 adults after having excluded dispersers (*n*=30, *n*=2, in juveniles and adults respectively). The age of hares was modelled as a three modality factors: juveniles of less than 180 days old; young adults of less than 1 year old,

marked as juveniles and monitored during adult stages; adults marked as adults (>1year old). This allowed us to distinguish between adult hares experiencing their first hunting event and adult hares having already experienced hunting in the past. We divided the year into three different periods to investigate the potential influence of the hare reproductive activity and hare hunting on the exploration probability. The first period, January-March, is the hare mating season and it coincided with roe deer drive hunts. The second one was April-September. During this period, hare mating activity diminishes and crop harvesting starts in the mid summer. Finally the last period, October-December, concerns the hare hunting.

We specifically tested the two competitive hypotheses, using two sets of models (Table 9). The first set composed of four models specifically tested for the dispersal attempt hypothesis (hypothesis H1) by looking at sex and age effects on the probability of exploration departure as they were shown in dispersal of hares. We also looked at the solely age effect because we could expect that a high exploration rate simply reflects an increase of home-range size with the age of the individuals. The second set composed of two models were devoted to test for the influence of the period on the exploration probability, depending or not on the age of hares (hypothesis H2).

In that analysis, the response variable was a binary response coding for each hare, the presence (1) or the absence (0) of at least one exploration departure for a given combination of age and period. Because there could be up to four observations per hares, we accounted for repeated observations using generalized linear mixed models (GLMM) with individual as the random term. We selected the best model among the set of candidate models using Akaike Information Criterion adjusted for small sample size (AICc) (Burnham & Anderson, 2002). Because AIC-based model selection required maximum likelihood estimates (Burnham & Anderson 2002), GLMM were fitted using the Laplace approximation and the lme4 package for R software 2.10, that give the fitted model likelihood. We did not test for high interaction terms because of the sparseness of the data and because high interaction led to complete separation of the data and convergence problems. For instance, we could not tested for the interaction *age*per* because the levels of the factors was highly correlated and led to perfect but probably falsely fit (McCullagh & Nelder 1992). We resorted on graphical diagnostic and Pearson's residuals to examine for lack of fit (McCullagh & Nelder 1992). We looked at the goodness of fit of the best selected GLMM and on the same model omitting the random term, assuming that if a fixed effect model fits the data, the same model with random effect will fit the data better. In both

cases, the goodness of fit remained satisfactory ($\chi^2=281.98$, $d.f.=273$, $p=0.34$; $\chi^2=271.90$, $d.f.=273$, $p=0.51$ respectively).

Effect of the month on exploration of hares

We also investigated the effect of the period on exploration movement through the use of a continuous response variable. We looked at the effect of the month of the year on the movement of hares using a null model approach. This approach, very common in other fields of ecology (Gotelli 2001), could be extremely useful to tackle our issue. Gotelli and Graves (1996) explained the essence of the null model approach: “A null model is a pattern generating model that is based on randomization of ecological data or random sampling from a known or imagined distribution. The null model is designed with respect to some ecological or evolutionary process of interest. Certain elements of the data are held constant, and others are allowed to vary stochastically to create new assemblage patterns. The randomization is designed to produce a pattern that would be expected in the absence of a particular ecological mechanism”. Null models are more appropriate and more flexible than any classical parametric models (*e.g.* linear mixed models) for the study of complex ecological processes (Gotelli & Graves 1996).

A null model approach first implies the definition of an index measuring the characteristic of interest. We used the monthly maximal distance from the birth site centre for juveniles ($n=95$) and the monthly maximal distance from the centre of home range for adults ($n=44$) as a measure of a monthly individual exploration (noted D_{max}). We excluded “one-way” dispersers ($n=23$ for juveniles; $n=2$ for adults) from the datasets because they would lead to an overestimation of the exploration measure: accounting for “one-way” dispersers would artificially increase the exploration measure due to dispersers having settled far from their birth site. This yielded to datasets composed of 65 juveniles and 42 adults. Adults were composed of individuals marked as adults ($n=10$) plus individuals marked as juvenile but monitored at adult stages *i.e.* at more than 180 days old ($n=32$).

We then summarized these distances measured for each individual and each month by calculating the monthly median of D_{max} (noted MD_{max}) observed over all individuals during a month. We chose the median rather than the mean, because the monthly distributions of D_{max} were skewed. Under the null hypothesis H_0 , MD_{max} should not vary with months. If the observed MD_{max} was below a threshold value expected under H_0 , we concluded that the monthly median

was usual. Conversely, if MD_{max} exceeded the expected threshold value under H_0 , we concluded that MD_{max} was exceptionally high.

The expected monthly distribution of MD_{max} was determined as followed:

(1) for each individual i with n_i locations, we sampled the date of capture (between January the 1st and December the 31th).

(2) We computed the new monthly values of MD_{max} obtained when having randomized the beginning of the radio-tracking for each individual i .

(3) we repeated this procedure 100 times to obtain monthly theoretical distribution of MD_{max} and we compared it to the value of MD_{max} observed in the datasets.

Because here we dealt with multiple comparisons tests (one test per month), we increased the probability of type I error, *i.e.* increased the risk to reject H_0 while it is true. We therefore used the Dunn-Šidák correction to reduce α in proportion to the number of comparisons (m) such as $\alpha' = 1 - (1 - \alpha)^{(1/m)}$ to be conservative in the significance of tests (Abdi 2007).

3.3 Results

3.3.1 Effect of the pattern on the date of departure

Starting from the model $\log(JDd)=BM+JDc+sex+pattern+JDc*pattern$, we showed a high significant effect of the interaction $JDc*pattern$ ($F=6.26$, $d.f.=1$, $p=0.02$, Table 8) and significant additive effect of sex ($F=4.70$, $d.f.=1$, $p=0.04$, Table 8). In contrast, body mass at the time of capture was not significant ($p>0.05$, Table 8). As expected there was a positive and significant relationship between JDd and JDc in both patterns but the slope was higher for one-way departures than for exploration departures (“explorer” slope: $1.5*10e-03\pm0.7*10e-03(\pm SE)$, *student t*=2.28, $d.f.=42$, $p=0.028$; “one-way” slope: $4.2*10e-03\pm1.3*10e-03(\pm SE)$, *student t*=3.31, $d.f.=42$, $p<10e-03$).

Table 8. ANCOVA table of the model: $\log(JDd)= BM+JDc+sex+pattern+JDc*pattern+\varepsilon$. Significant effects ($p<0.05$) of the explanatory variables are shown in bold characters.

| <i>Models</i> | <i>Specific test for</i> | <i>F-value</i> | <i>d.f.</i> | <i>p-value</i> |
|--|---------------------------------|----------------|-------------|----------------|
| $\log(JDd)=BM+JDc+sex+pattern+JDc*pattern$ | <i>BM</i> | 1.05 | 1 | 0.31 |
| $\log(JDd)=JDc+sex+pattern+JDc*pattern$ | $JDc*pattern$ | 6.26 | 1 | 0.02 |
| $\log(JDd)=JDc+sex+pattern+JDc*pattern$ | <i>sex</i> | 4.70 | 1 | 0.04 |

Overall, exploration departures were recorded in average one month later than recorded dispersal events (JDd ranging from 209 to 407 for explorations, from 129 to 351 for one-way), one-way departures occurred earlier in males than females (JDd ranging from 129 to 298 *vs.* from 236 to 351; respectively) while the between-sex differences was weak in explorers (JDd ranging from 228 to 356 *vs.* from 209 to 407; for males and females respectively (Fig. 22). For the mean JDc (201), the mean JDd estimates given by the model $\log(JDd)=JDc+sex+pattern+JDc*pattern$ were 239.19, IC95% [225.38-255.76] for one-way males, 261.92 IC95% [243.04-287.62] for one-way females, 274.02, IC95% [253.36-297.69] for explorer males and 300.06, IC95% [283.22-320.75] for explorer females.

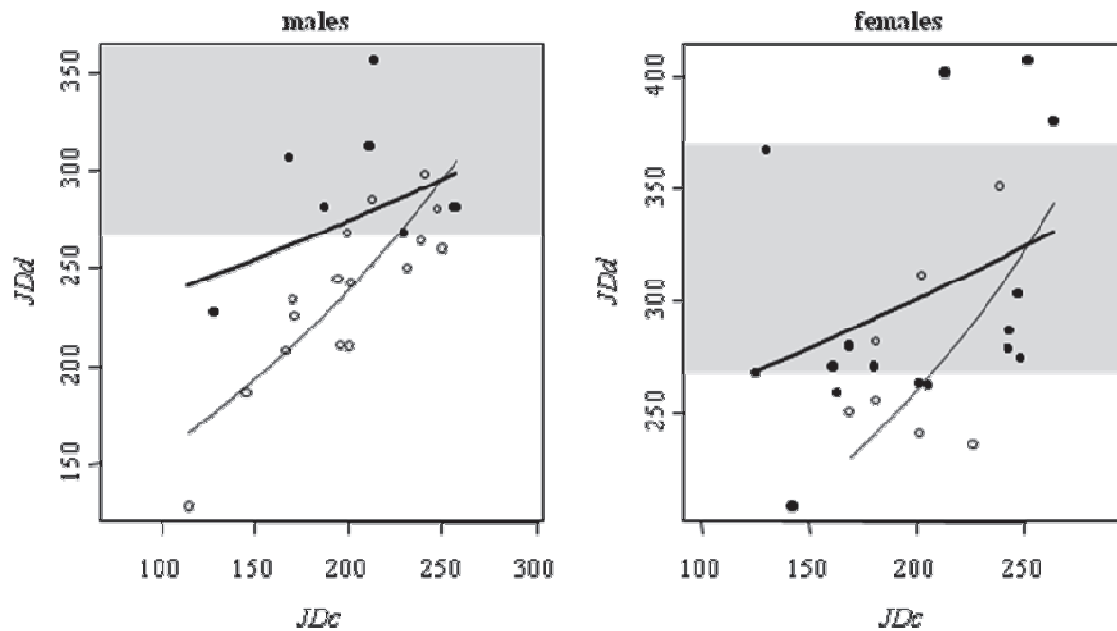


Figure 22. Julian date of departure (JDd) for “one-way” dispersers (empty symbols) and date of first departure for “explorer” (full symbols) according to sex the Julian date of capture (JDc). The date is the number of days since the beginning of the birth year of each hares. Thin lines are the back-transformed predicted lines for “One-way” departures. Bold lines indicate the back-transformed predicted lines for “Explorer” departures. The grey part indicates the hare hunting period which starts the 269 Julian day of the year.

3.3.2 Effect of the period on the explorations

Among the whole set of models devoted to test the effect of *sex*, *age* and *period* on variation in the exploration rates (Table 9), the model $\text{Logit}(dexp)=per$ where the exploration rate only depended on the period of the year was retained as the most plausible one ($AICc=280.1$), as it

was 5.6 times more likely than the second best model $Logit(dexp)=per+age$ where the exploration rate varied over the period and the age of hares ($\Delta AICc=3.43$). Overall, marginal estimates given by the model $Logit(dexp)=per$ showed that exploration rate was low during the non hunting season (0.11 ± 0.05 ; estimates $\pm SE$), but it increased significantly during the hare hunting period (0.26 ± 0.09 ; estimates $\pm SE$), and also during the roe deer drive hunt period which coincides with the hare mating season (0.30 ± 0.07 ; estimates $\pm SE$), regardless of age and sex of hares (Fig. 23).

Table 9. Model selection used to investigate the effect of sex, age and the period on the exploration probability.

| <i>Model</i> | <i>p</i> | <i>Deviance</i> | <i>AICc</i> | <i>ΔAICc</i> | <i>AICc weights</i> |
|-----------------------|----------|-----------------|-------------|--------------|---------------------|
| Hypothesis H1 | | | | | |
| $Logit(dexp)=sex$ | 2 | 285.90 | 289.96 | 9.94 | 0.01 |
| $Logit(dexp)=sex+age$ | 5 | 280.40 | 290.69 | 10.67 | 0.00 |
| $Logit(dexp)=sex*age$ | 6 | 281.20 | 293.60 | 13.59 | 0.00 |
| $Logit(dexp)=age$ | 3 | 283.50 | 289.61 | 9.60 | 0.01 |
| Hypothesis H2 | | | | | |
| $Logit(dexp)=per$ | 3 | 273.90 | 280.01 | 0.00 | 0.84 |
| $Logit(dexp)=age+per$ | 7 | 268.90 | 283.44 | 3.43 | 0.15 |

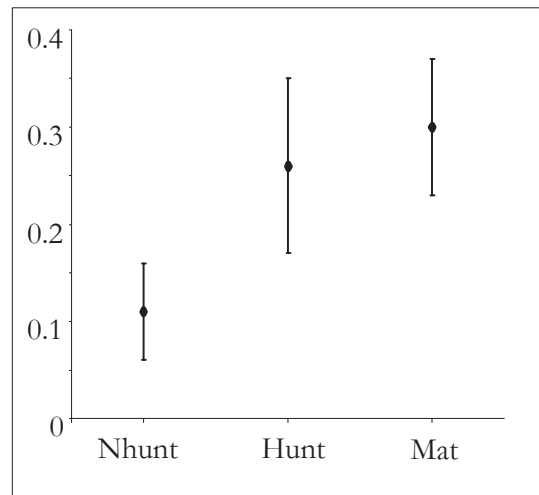


Figure 23. Probability for a hare to make exploration ($\pm SE$) according to the period of the year: Nhunt: non-hunting period; Hunt: hare hunting period; Mat: hare mating season and roe deer drive hunt.

The effect of the period was confirmed using the null model approach. For juvenile hares MD_{max} remained significantly higher than the 99.8% CI of the expected monthly distribution of MD_{max} during October, November and only reached significance in February, but the main effect concerned October (Fig. 24A) *i.e.* the beginning of the hare hunting period. In contrast, we failed to detect any significant monthly increase of MD_{max} in adult hares, all values remaining lower than the 99.8% CI of the expected monthly distribution of MD_{max} (Fig. 24B).

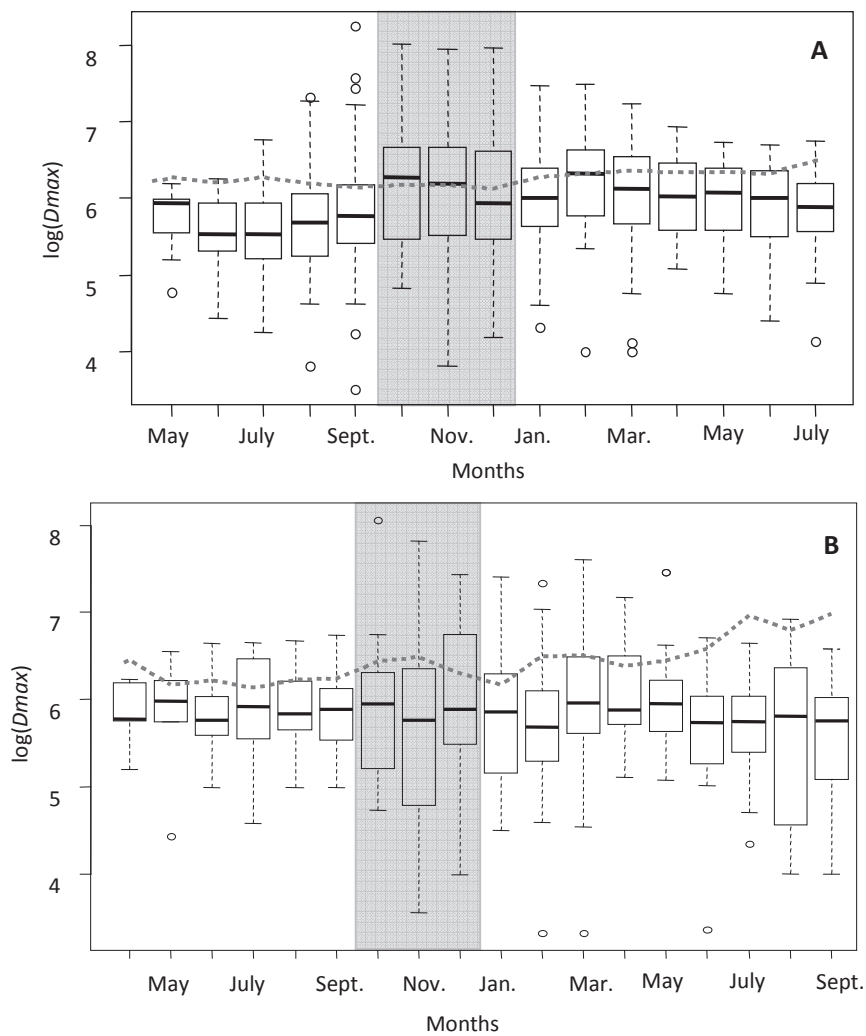


Figure 24. Monthly distributions of D_{max} (in a log-scale) in juvenile hares experiencing their first hunting event (A) and adult hares (B) having already experienced hunting. The Black line in the middle of each monthly box plot shows the observed median value of D_{max} , computed over all individuals recorded during the month. The bold dashed line represents the 99.8% quantile of the monthly distribution of MD_{max} computed over 100 random samples. The grey part shows the hunting period (October-November-December).

3.4 Discussion

No evidence that explorations are natal dispersal attempts

In the present work, we tested whether exploration movements in hares could be dispersal attempts failing owing to the ‘social fence’ effect or increasing hunting related disturbances during settlement or, in contrast, whether these movements were simply triggered by hunting instead. Natal dispersal in hares being male biased and occurring preferentially in immature individuals (< 180 days old) (Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011), we expected under the dispersal attempt hypothesis the propensity of making explorations to be male-biased, to occur preferentially in juveniles and during the period when most of natal dispersal events have been recorded, *i.e.* from July to November.

Contrary to these expectations, we did not find any male-bias in the propensity of making explorations and the exploration rate was primarily explained by the period. In addition, exploration movements in juvenile hares occurred on average late in the season regardless of the date of capture contrary to dispersal events. Exploration movements in hares seem to respond to different proximate factors than natal dispersal and they were likely not related to natal dispersal attempts exclusively.

Our alternative hypothesis was that hunting and related disturbances would explain explorations in hares. Accordingly, most of explorations in juveniles were recorded after the beginning of hare hunting (16 among 24) *i.e.* at the end of September while most of one-way dispersal events were recorded before the beginning of hunting, since July (16 among 23). We also found that the propensity of making explorations was significantly higher during the hare mating season and the hunting period regardless of the age of hares. February is the end of the hunting season and the middle of the reproductive season (Marboutin *et al.* 2003). Hence, search of mating partners and movements to avoid hunters, into refuges where hunting pressure was low for instance, may explain higher explorations rates during these periods. This was confirmed using the monthly maximal distances performed by the individuals that increased significantly during the two months following the beginning of hare hunting (October-November) and during February. However, those effects only concerned juveniles experiencing their first hunting period and mating events, while the range of the distances moved by adults remained quite similar regardless of the month. Individual experience is thought to play a role in space use for many species. Due to their experience, adults may have established in high quality sites, both

in terms of presence of mating partners and hunting refuges. In contrast, juveniles may have to search for a good quality site and/or have to compete with residents, this explaining in turn why explorations mainly concerned juveniles during these periods.

Explorations in juvenile hares as a response to human-related predation risk?

Hunting appears as one potential factor that may affect space use of hares and trigger temporary explorations, especially in juveniles. Bray (1998) also found that exploration movements were more frequent during hunting in a hunting zone than in a non-hunting zone. Those results contrast with previous findings in this species that did not show significant temporal changes in spacing behaviour and home range size during October-December (Reitz & Leonard 1994; R  he & Hohmann 2004). The hare population in Reitz and L  onard was shot during this time as in our case, while hunting was forbidden in R  he and Hohmann's Leine farm. In both studies, home-range size estimates (MCP, Kernel) and distances of consecutive Day to Day fixes (DDD) were used to evaluate monthly or bi-monthly temporal changes of spacing behaviour of hares. Here we combined two different measures to investigate potential effect of hunting in spacing behaviour: (1) a discrete index of exploration based on previous home-ranges study in our population (2) the monthly median of the maximal distance from the birth site/home-range centre. Both allow fine detection of a short temporal change in space use that the classical home-range size estimates, computed over long time periods, does not. This may explain, in part, why the previous study failed to detect any temporal changes in spatial behaviour during this period. Nonetheless, when looking at the standard error around the monthly estimates of home-range size and DDD. Reitz & L  onard (1994) showed that the variance was high during this time, suggesting strong heterogeneity among individuals, possibly in the behavioural response of hunting. In contrast, R  he & Hohmann (2004) showed contrasting effect as both home range size and DDD was not higher during this period. Since there was no hunting in the population of R  he & Hohmann, this reinforces the idea that hunting may probably exert some influence on the spacing behaviour of hares and probably promotes temporary explorations.

Conclusions and perspectives

In the present work, we showed that exploration behaviour in hares occurred preferentially during the hunting periods (hare hunting period and roe deer drive hunts),

overlapping in part with the beginning of the mating season and that young hares were more prone to make explorations during this time than adults. We suggested that temporary movements outside the usual home-range may respond to a temporary increase in the predation risk due to hunting and search of mating opportunities. We also suggested that the experience of individuals may play a role as hunting appears to less influence adults hares. Changes in spatial distribution and increasing movement rates due to increasing predation risk are not rare (see for other examples Ripple & Beschta 2004). Hunting is a human-related predation that may affect animal behaviour in the same way (Frid & Dill 2002). Until now, the effect of hunting has often been investigated through its effect on genetics, survival and breeding parameter at the population scale (Allendorf *et al.* 2008). There are now some evidences that hunting may have consequences at the behavioural scale. For instance it has been shown that wild boars *Sus scrofa* tended to move in rescue zones during the hunting period (Tolon *et al.* 2009). Extra home-range movements have also been recorded during hunting in deers (Tester & Heezen 1965; Sparrowe & Springer 1970). Similar patterns seem to occur in the European hares, but a detailed knowledge of the exploration process in this species is still lacking. If hunting was the main factor explaining explorations, one might expect hares moving into rescue zones or vegetation refuges such as hedges or groves. We have no precise information about the habitat selected by hares during temporary explorations. Overall, our results call for future investigations on the influence of hunting on habitat selection in the European hare and emphasize the need to take into account anthropogenic pressures as factors driving animal movements owing to the important consequences at the population level.

3.5 Acknowledgments

This study was supported by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) and the Fédération Départementale des Chasseurs du Loir-et-Cher (FDC41). We warmly thank: L. Barbier, Y. Bray, S. Chantecaille, J.-S. Guitton, C. Grimaldi, A. Jouaux, P. Landry, F. Lasguigne, K. Le Tohic, S. Longis, S. Marchandeu, I. Mary, B. Mauvy, G. Mettaye, R. Péroux, A. Roussel, A. Roobrouck, A. Thevenot, and all the agents of the Service Départemental de l'ONCFS du Loir-et-Cher for their participation in the data collection, J.L.

Fesneau and J.P. Blot, who helped us to conduct the field work, but also farmers and hunters of La Chapelle and Maves and their respective presidents J.C. Dodin and M. Huard.

4 Discussion complémentaire : paysage du risque et dispersion

4.1 Dispersion coûteuse car transit coûteux : des preuves

Dans le premier travail de ce chapitre, nous montrons clairement que les individus en dehors de leur site de naissance ou domaine vital d'origine, expérimentent de plus gros risques de mortalité que les individus stationnaires. Nous montrons aussi que **le transit et la période précédant l'installation définitive du dispersant dans son nouveau site est la phase de la dispersion la plus coûteuse en terme de survie** : les lièvres en transit souffrant de risque de mortalité 1.3 fois plus importants environ que les lièvres résidants ou définitivement installés dans leur nouveau site. La chasse apparaît comme la principale cause de mortalité des individus transients et dispersants confirmant ainsi les tendances précédemment observées chez le lièvre d'Europe dans la population auvergnate (Devillard & Bray 2009).

Les exemples empiriques suggérant que les dispersants encourent de plus gros risques de mortalité que les individus philopatrics ne sont pas rares (Bélichon *et al.* 1996). Ces coûts sont généralement associés à une détérioration de la condition physique ou physiologique pendant le mouvement (Baker & Rao 2004), à une plus grande exposition aux risques de prédation (*e.g.* chez la gélinotte huppée *Bonasa umbellus* et chez la martre américaine *Martes americana* (Yoder *et al.* 2004; Johnson *et al.* 2009)), à la méconnaissance des habitats explorés (Massot *et al.* 1994) ou encore liés aux agressions par les congénères. **Les études s'intéressant spécifiquement à la phase de la dispersion qui entraîne les plus gros coûts sont moins fréquentes.** Elles sont apparemment encore moins nombreuses lorsqu'il s'agit d'évaluer explicitement l'impact de la prédation sur la survie du dispersant durant cette phase alors que ce facteur est souvent avancé comme étant la principale source de mortalité pour le dispersant (Weisser 2001).

4.2 Des mouvements d'exploration et de dispersion coïncidant avec l'ouverture de la chasse

Dans les deux premiers travaux, nous montrons que la chasse est associée à une augmentation de l'agitation spatiale des lièvres. Dans le premier d'entre eux, basé sur l'analyse des historiques de capture-recapture multi-états, nous considérons les mouvements dont l'amplitude devrait entraîner une dérive complète du domaine vital des individus, non chevauchante avec celui d'origine ($> 1000\text{m}$). Ces mouvements concernent donc principalement les mouvements de dispersion de type « one-way », les grands mouvements de type « shifter » et les grandes explorations pouvant s'apparenter à des tentatives de dispersion. La modélisation proposée nous permet en outre de distinguer séparément, la probabilité de départ depuis le site d'origine (*i.e.* l'entrée en phase de transit), la probabilité d'exploration (*i.e.* le retour de l'individu vers son site d'origine après une exploration courte d'une durée inférieure à un mois en dehors de son domaine vital d'origine), et la probabilité d'installation dans un nouveau site (*i.e.* la probabilité que l'individu se disperse et s'installe pendant au moins deux mois dans un nouveau site).

Nous montrons que **les départs des individus depuis leur site d'origine sont plus importants pendant la période de chasse**, quels que soient l'âge ou le sexe de ces derniers. À l'inverse, la fidélité au site d'origine reste plus grande et similaire pendant le reste de l'année. Nous montrons aussi que les mouvements d'exploration, décrivant le retour de l'individu vers son site d'origine dans le mois qui suit son départ, tendent à être plus fréquents pour les individus de plus de 180 jours que chez le jeune et ce indépendamment de la période de l'année. Ces mouvements de retour étant structurellement complémentaires à l'installation dans un nouveau site dans le modèle développé (conditionnellement à son départ du site d'origine soit l'individu réalise une exploration, soit il se disperse), ce résultat signifie aussi que les départs observés pour les individus de moins de 180 jours sont principalement des mouvements de dispersion conformément à ce qui est attendu (article 1, Chapitre 3). Finalement, nous ne détectons aucun effet de la période, de l'âge ou du sexe sur la probabilité d'installation. En d'autres termes, nos observations laisseraient penser que **la chasse pourrait induire des mouvements d'exploration supplémentaires, dont certains pourraient se traduire par des mouvements de dispersion. Par contre, la chasse ne semblerait pas perturber les**

dispersants une fois installés dans leur nouveau site, ou du moins, la chasse n'initierait pas de retour de ces derniers vers leur site d'origine.

Ces tendances semblent être confirmées dans le deuxième article. Cette fois nous nous intéressons de manière exclusive aux mouvements d'exploration, c'est-à-dire aux mouvements n'entraînant pas de départ définitif des individus depuis leur site d'origine. **La fréquence de ces mouvements ainsi que les distances parcourues apparaissent fortement liées à la période de l'année et à l'âge des individus.** Les mouvements d'exploration réalisés par les jeunes et les adultes sont ainsi plus fréquents pendant la période de chasse au lièvre (octobre-décembre) et durant la saison de reproduction (janvier-février). Toutefois, l'amplitude des mouvements réalisés reste globalement similaire tout au long de l'année, à l'exception des jeunes expérimentant leur première expérience de chasse, qui durant le mois suivant l'ouverture de cette dernière, réalisent des mouvements de plus grandes amplitudes. Puisque les mouvements d'exploration chez le jeune semblent sensiblement différents des mouvements de dispersion natale précédemment observés dans notre population (absence de biais sexuel, occurrence tardive dans l'année), **nous concluons que la chasse et probablement le dérangement qui lui est associé (battues, chiens, tirs), seraient les facteurs déterminants de ce type de mouvement chez le jeune.** Pour les adultes, par contre, la chasse semble avoir moins d'influence sur l'amplitude des mouvements réalisés. L'expérience des adultes, notamment une meilleure connaissance de l'habitat, un accès facilité aux zones refuges, pourrait expliquer pourquoi la chasse influencerait dans une moindre mesure l'utilisation de l'espace par ces derniers.

4.3 Comparaisons des résultats obtenus dans les articles 1 (Chapitre 3), 3 et 4 (ce chapitre)

Le lecteur cherchera peut être à recouper les résultats généraux de l'analyse MS-CR du premier article de ce chapitre avec ceux présentés dans le second, et ceux obtenus dans le premier travail présenté dans le chapitre précédent. Il s'interrogera sans doute sur les raisons qui font que nous ne détectons pas dans les historiques de capture-recapture, les départs de type « one-way », qui pour la plupart précèdent l'ouverture de la chasse (article 1, Chapitre 3 & article 3, ce chapitre), le biais sexuel de dispersion (article 1, Chapitre 3) ou encore l'effet de la saison de

reproduction sur les taux d'exploration (article 4, ce chapitre). Plusieurs points sont importants de préciser pour comprendre ces différences :

1) **Ces différences peuvent s'expliquer par notre façon de modéliser le processus de dispersion**, notamment la probabilité de quitter le site d'origine. Dans l'analyse MS-CR, départ de type dispersant et départ d'exploration sont confondus. L'effet de la période de chasse sur la fidélité au site de naissance est sans doute lié à quelques événements de dispersion mais reste sans aucun doute fortement amplifié par les nombreuses explorations observées durant cette période (article 4, ce chapitre). **Les départs sont donc inévitablement plus nombreux durant cette période que durant le reste de l'année.**

2) Ces différences reposent aussi sur **la façon d'assigner l'état dispersant/exploreur dans ce travail**. Ces états sont déclarés lorsque l'individu est détecté à plus de 1000m de son site de naissance, soit à une distance au moins 1.4 fois plus grande que la distance minimale de dispersion DD_{min} utilisée dans le premier travail pour modéliser la probabilité de dispersion (Chapitre 3) ou pour assigner les explorations type « tentative de dispersion » dans le second article de ce chapitre. Les distances de dispersion <1000m ont principalement été observées chez les jeunes mâles (n=4 ; article 1, Chapitre 3) et de fait nous sous-estimons la fraction dispersante de ces derniers et donc le biais sexuel de dispersion dans l'analyse MS-CR. Aussi, les mouvements de dispersion chez les mâles précédant pour la plupart l'ouverture de la chasse (article 4, ce chapitre), nous sous-estimons inévitablement la probabilité de dispersion durant la période précédant l'ouverture de la chasse. Ces deux remarques valent aussi bien pour l'absence de biais sexuel dans l'analyse MS-CR que pour une fidélité au site de naissance relativement élevée dans la période précédant l'ouverture de la chasse. Concernant maintenant l'absence d'effet « période de reproduction » dans l'analyse MS-CR, celle-ci semble étroitement liée au fait que les mouvements d'exploration durant cette période sont de faible amplitude (<1000m) et n'entrent pas en jeu dans l'estimation des paramètres de mouvement contrairement aux explorations observées chez les jeunes à l'ouverture de la chasse.

3) **Enfin, ces différences reposent aussi sur la composition du jeu de donnée utilisé dans le premier article de ce chapitre et sur les particularités de l'approche MS-CR utilisée.** Premièrement, tous les individus de type « one-way » participant à l'estimation de la probabilité de dispersion dans l'article 1 du Chapitre 3 n'ont pu être intégrés dans l'analyse MS-CR car certains avaient été équipés dès leur capture de collier émetteur dont la batterie était déjà usagée, et de fait nous ne pouvions modéliser rigoureusement l'espérance de vie de cette

dernière. Malheureusement, les individus exclus se dispersaient avant l'ouverture annuelle de la chasse ($n=5$ sur 23), ce qui augmente sans doute encore la fidélité au site de naissance durant cette période.

D'autre part, les individus de type « shifter » présentant une dérive importante de leur domaine vital et retrouvés à plus de 1000m de leur site de naissance, participent à l'estimation de la probabilité de départ dans l'analyse MS-CR. Dans le premier article du chapitre 3 et le second article de ce chapitre, le « moment » du départ est déterminé sur les seuls « one-way ». Les mouvements de type « shifter » ayant pour la plupart été observés pendant la période de chasse (6 sur 7 « shifter » quittent définitivement leur site de naissance pendant la période de chasse), ils contribuent nécessairement à diminuer la fidélité au site de naissance pendant cette période aux dépens des autres.

Finalement, n'oublions pas non plus qu'ici dans l'analyse MS-CR, les individus retrouvés morts peu de temps après leur départ participent à l'estimation de la probabilité de départ. Dans le premier travail de cette thèse seuls les individus « one-way » suivis pendant une période suffisamment longue après leur départ étaient retenus : nous sous-estimons donc sans aucun doute le nombre de départs dans ce travail et ce d'autant plus pendant la période de chasse où le taux de mortalité est le plus élevé pour les dispersants.

5 Body mass, sex and density affect the timing of dispersal in juvenile European hares

(Perspective)

Alexis Avril, Sébastien Devillard, Jérôme Letty, Yves Bray, Yves Léonard, Bernard Mauvy and Dominique Pontier

Abstract. Natal dispersal success is likely to depend on individual quality and body condition because of the high energy demands required by the movement, costly confrontation with residents during settlement, and future reproductive events in the new site. Hence, juveniles should delay departure until they had no reach sufficient body condition to increase their chance of successfully disperse. Because pre-dispersal socio-ecological conditions encountered by juveniles may affect growth rates and body condition of individuals, they would also influence the timing of dispersal. For instance, juveniles born in high density context with high level of competition should delay dispersal.

Benefiting from radio-tracking of juvenile hares in two populations showing contrasted density, we revealed that the time to disperse since capture is negatively related to body mass at the time of capture. We also found that for a given body mass at the time of capture, females needed more time to disperse than males, but surprisingly we did not found that individuals born in the low density population delay dispersal. In contrast we found that they disperse more precociously.

The timing of dispersal appears thus to be linked with body condition, sex and density in a complex way. A sex-biased body condition is likely to result from between-sex asymmetry in local resource competition commonly observed in polygynous-promiscuous species. Precocious dispersal events in a high density context are likely to respond to an increasing level of intra-specific competition with density, possibly leading to a decreasing dispersal quality in high density populations.

Key words: Natal dispersal timing, threshold body size, Density-dependence, *Lepus europaeus*

5.1 Introduction

Natal dispersal, the movement of juveniles from its birth place to place where it will breed (Howard 1960), is a widely spread behavioural process with important consequences on populations persistence (Hanski 1999; Clobert *et al.* 2001). The effective dispersal depends on the individual ability to support the energy demands required by its movement (Nunes & Holekamp 1996), its ability to compete with residents when settling and finally its ability to reproduce in the new site. Both are likely to depend on the physical condition of the individual, heavier individuals in better physical condition having probably the best dispersal prospects (O'Riain *et al.* 1996; Gundersen *et al.* 2002; Barbraud *et al.* 2003). However, natal dispersal is also condition dependent (Ims & Hjermann 2001). Environmental conditions encountered by juveniles during early growth may affect body condition or growth rates, which in turn may have important consequences when dispersing (Nunes & Holekamp 1996). For instance, juvenile growing in harshness social-ecological conditions, with poor resource availability, and/or high intraspecific level of competition, may be in poorer condition or grows more slowly than juveniles born in a more suitable place. In such case, juveniles should delay the timing of departure (*sensu stricto* the time elapsed between birth and dispersal) until they have not store sufficient energy reserves or reach sufficient body condition to increase their chance of successfully disperse.

Natal dispersal in the European hare (*Lepus europaeus*) has been shown to be age-related as most of juveniles dispersed before attaining adult size and sexual maturity (*i.e.* less than 5 months old. Bray *et al.* 2007; Avril *et al.* 2011), but little is known about the effect of body condition on dispersal in that species. Benefiting from 3-years radio-monitoring of juvenile European hares in two populations of contrasted hare density, we investigated whether the timing of dispersal in juvenile hares depends on physical condition and social-ecological conditions encountered during their early growth. Using body mass at the time of capture as an index of body condition, we first asked whether the time elapsed between capture and dispersal (TD_c) varies depending on body condition at capture. Under the hypothesis that juveniles should delay dispersal until they have not stored sufficient body condition, we predicted that the heavier juveniles were at the time of capture, the shorter the TD_c was. We also accounted for the effect of sex on the TD_c , because of the expected alternative reproductive strategies between sexes in such polygynous-promiscuous species. In particular since females should devote more on

reproduction than males, we expected the required body condition for dispersal to be higher in females than in males to entail the energetic supplementary cost of reproduction after dispersal. Finally, we tested for the influence of environmental conditions on the timing of dispersal in hares. Because of probably increasing harshness environmental conditions with density due to a decreasing absolute resource availability to hare density ratio, we predicted that juvenile hares should delay dispersal, and hence the TDc to be larger, in the high density population because of their lower physical condition or slower growth rates compared to juveniles born in the low density population.

5.2 Material and Methods

(a) We studied the natal dispersal movements of juvenile hares using radio-telemetry in two French populations: (i) the low density Chareil-Montord population (CMO 14 hares/km², 1994-1996) and, (ii) the high density La Chapelle-Maves population (CMV 41 hares/km², 2003-2005). Density was estimated using night counts and distance sampling (Langbein *et al.* 1999). The natal dispersal pattern is male-biased in the two populations (Bray *et al.* 2007, Avril *et al.* 2011) but dispersal rate is lower in CMV than in CMO suggesting thus an inverse density-dependence of dispersal rate.

(b) Each individual was classified into philopatric or “one-way” disperser following Bray *et al.* (2007) and Avril *et al.* (2011). For the purpose of this analysis, we only used “one way” dispersers (*i.e.* showing a sudden and permanent leaving from the natal home-range) because we could precisely know the dispersal date in days in that case (more details in Bray *et al.* 2007, Devillard & Bray 2009), Body mass at the time of first capture (BM) of all dispersing juvenile hares ($n=38$, 15 in CMO, 23 in CMV) varied from 1050 to 2600g. Based on BM , age of hares was estimated to be less than 90 days at the time of capture to select only juvenile hares and to exclude potential immigrants from the dataset (see Bray *et al.* 2002, 2007 for more details). Because both we have no precise estimate of birth date and age at capture, and of body mass at dispersal, we computed the time elapsed between capture and dispersal (TDc) of each juvenile by subtracting the Julian date of dispersal and the Julian date of capture.

(c) We used a linear model to investigate the effect of body mass at the time of capture (BM), the population (pop : CMO *vs.* CMV) and sex on TDc after having controlled for no

differences in body mass between the two populations (see Appendix). Starting from the triple interaction model $TDc = BM*sex*pop + \varepsilon$ (Table 10), we conducted a backward stepwise procedure based on Fisher tests to detect the significant effects of the explanatory variables and factors on TDc . We used R software (R Development Core Team 2010) to perform the analysis.

5.3 Results

Starting from the general interaction model $TDc = BM*sex*pop + \varepsilon$, we found significant effects of body mass at capture ($p=0.03$), gender ($p<0.001$) and population ($p=0.02$) while all the interactions terms were not significant ($p>0.49$) (Table 10). As expected, TDc is negatively related to BM (slope = -0.02 ± 0.01 , $z=-2.21$, $d.f.=37$, $p=0.03$, Student t test, Fig. 25): juveniles heavier at the time of capture tend to disperse earlier after capture than those lighter at the time of capture. The effect of body mass is additive with both the effects of sex and population. Males dispersed one month earlier than females for a given BM at the time of capture ($\beta_{males} = -34.33 \pm 7.88$ days, $z=-4.36$, $d.f.=1$, $p>0.001$, Student t test, Fig. 25) in both populations. Finally, juveniles of same body mass dispersed belatedly after their capture in the low density population of CMO relatively of juveniles born in the high density population of CMV ($\beta_{CMO} = 18.10 \pm 7.56$ days, $z=2.40$, $d.f.=1$, $p=0.02$, student t test, Fig. 25).

The data showed high heterogeneity of variance between levels of factor (Bartlett K statistic=8.22, $p=0.04$, $d.f.=3$) which precluded the use of an Ancova model. This heteroscedasticity was mainly due to one female that dispersed exceptionally soon after the capture (Fig. 25). Removing this individual improved the variances (Bartlett K statistic=2.94, $p=0.40$, $d.f.=3$), did not change the model selection below and improved the effects.

Table 10. Effects of body mass (*BM*), sex and population (*pop*) on the timing of dispersal since capture (*TDc*). Test for the effects of the model terms, both simple and interaction terms, were performed using Fisher tests following a backward stepwise procedure down to the simple effects of the factors. Significant effects ($p < 0.05$) are shown in bold.

| <i>Model</i> | <i>Specific Fisher test</i> | <i>F-value</i> | <i>d.f.</i> | <i>p-value</i> |
|--|-----------------------------|----------------|-------------|------------------|
| $TDc = BM*sex + BM*pop + sex*pop + BM*sex*pop + \varepsilon$ | $BM*sex*pop$ | 0.48 | 1 | 0.49 |
| $TDc = BM*sex + BM*pop + sex*pop + \varepsilon$ | $sex*pop$ | 0.14 | 1 | 0.71 |
| $TDc = BM*sex + BM*pop + \varepsilon$ | $BM*sex$ | 0.10 | 1 | 0.75 |
| $TDc = BM + sex + BM*pop + \varepsilon$ | $BM*pop$ | 0.34 | 1 | 0.56 |
| $TDc = BM + sex + pop + \varepsilon$ | Pop | 5.73 | 1 | 0.02 |
| $TDc = BM + sex + pop + \varepsilon$ | BM | 4.88 | 1 | 0.03 |
| $TDc = BM + sex + pop + \varepsilon$ | Sex | 18.98 | 1 | <0.001 |

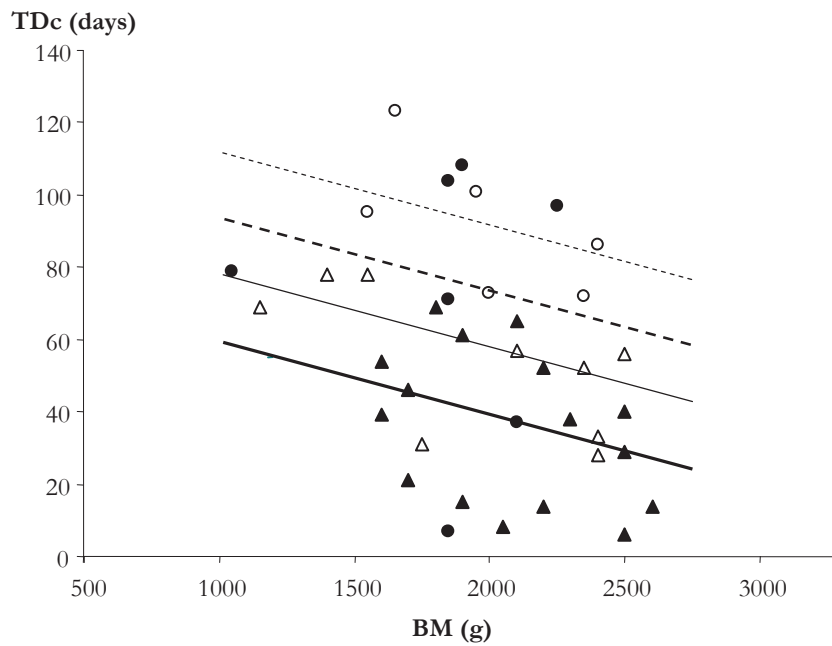


Figure 25. Timing of dispersal since capture (*TDc*) according to the body mass of hares at the time of capture (*BM*), population (CMO: full symbols; CMV: empty symbols) and sex (males: triangles, females: circles). Solid lines are the predicted lines for males; bold lines are the predicted lines for the high density CMO population.

5.4 Discussion

According to our first expectation, the time elapsed between capture and dispersal in juvenile European hares varied according to the body mass at the time of capture in each population and in each sex: juveniles heavier at the time of capture remain less time in their natal area after capture than lighter juveniles, regardless population density or sex. Under the hypothesis of a similar growth rates among sexes within populations, this would suggest that body condition is an important factor for juvenile hare dispersal, probably related to a threshold body size (Nunes & Holekamp 1996). Additionally, females needed more time to disperse than males for a given body mass at the time of capture in both populations. As growth rates in juveniles have been shown to be similar in both sex (Frylestam 1980), this suggests that body condition may have different meanings for females and males dispersal. Between-sex differences in the role of body condition on dispersal are likely related to between-sex asymmetries in intra sexual competition for local resources. As in many other polygynous-promiscuous species, intra sexual competition is higher in males than in females and females devote more in reproduction than males (Trivers 1972; Clutton-Brock 1988). Juvenile male dispersal in hares is likely to be related to inbreeding avoidance and kin competition whereas female dispersal may have evolved to reduce competitions for non sexual resources such as shelter and food (Bray *et al.* 2007, Avril *et al.* 2011). Females should thus acquire sufficient and probably more body reserves than males prior to disperse to support both the energy demand of dispersal and their first breeding attempt.

While the role of body condition on the timing of dispersal has been shown regardless population density, its impact appears to be condition-dependent: for a given body mass at the time of capture, juvenile hares disperse more quickly after capture in the high density population than in the low density population regardless the sex of individuals. This contrasted with our expectation that juvenile hares should delay dispersal since growth rates are expected to be slowdown under high density socio-ecological context. High density is likely to be associated by an increase of social stress, a decrease in the absolute resource availability to hare density ratio, and hence a higher level of local resource competition with adult hares (Bekoff 1977). These harshness sociological conditions might force juveniles born in the high density population to disperse more precociously, and probably in poorer body condition. Nonetheless, an alternative interpretation of this pattern we cannot formally ruled out existed: if density was positively

related to the absolute resource availability to hare density ratio and hence hares had higher growth rates in the high density population because of higher resource availability, between-population differences in the timing of dispersal would only be artefactual. However, we did not find significant body mass differences between the two populations after having controlling for the Julian date of capture (see Appendix) suggesting that hares of a same cohort have probably equal body mass in both populations. This last point would favour our first interpretation that increasing socio-ecological conditions with density will force juvenile to disperse precociously.

Our results might also suggest that natal dispersal in the European hares could be triggered by ontogenetic switch factors such as sufficient body reserves as shown in other mammals (in Belding's ground squirrels *Spermophilus Beldingi*, Nunes & Holekamp 1996). However, precise information about the age of hares is required to confirm that hypothesis. An "optimal" phenotype-dependent dispersal is likely to have evolved to buffer the high survival costs of natal dispersal observed in this species (Devillard & Bray 2009). Social factors related to an increase in population density may modulate individual dispersal timings by forcing juveniles to disperse before reaching that "optimal" phenotype, making thus natal dispersal in hares condition-dependent. Together with Bray *et al.* (2007) and Avril *et al.* (2011), our results suggest that natal dispersal in European hares is strongly related with population density in a complex way: fewer but lighter juveniles dispersing at high density, highlighting that not only the quantity of dispersers but also their quality are relevant information to improve our understanding of dispersal evolution.

5.5 Acknowledgments

This study was supported by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) and the Fédération Départementale des Chasseurs du Loir-et-Cher (FDC-41). Many thanks are due to P. Aubry, H. Santin-Janin. We are especially grateful to the people who worked to collect the data: L. Barbier, Y. Bray, C. Grimaldi, A. Jouaux, F. Lasguigne, K. Le Tohic, S. Longis, S. Marchandau, I. Mary, B. Mauvy, A. Roussel, A. Roobrouck, A. Thevenot, and all the agents of the ONCFS of Loir-et-Cher. Many thanks are due to J.L. Fesneau and J.P. Blot, who helped us to conduct the field work, but also to farmers and hunters of La Chapelle and Maves

and their respective presidents J.C. Dodin and M. Huard. We are also grateful to G. Mettaye and S. Chantecaille of the FDC-41.

5.6 Appendix

Does body mass at the time of capture for a given date of capture depend on population density?

Under the hypothesis that resources availability is negatively related to population density, one might expect lower growth rate in hares born in the high density population this leading to artificial population effect in the analysis. In addition, since captured hares should belong to different cohort in the year, body mass at the time of capture could depend on the date of capture this leading again to potential artefactual results. To make confident biological inferences from our analysis, we first investigated whether body mass for a given date of capture depended on population using linear models before specifically investigated the role of body mass, sex and population of the timing of dispersal (see below).

Table 11. Effects of population (pop) and date of capture (Dc) on the body mass (BM) of juvenile hares at time of capture. Test for the effects of the model terms, both simple and interaction terms, were performed using Fisher test following a backward stepwise procedure down to the simple effects of the factors. Significant effects ($p < 0.05$) are shown in bold.

| <i>Model</i> | <i>Specific Fisher test</i> | <i>F-value</i> | <i>d.f.</i> | <i>p-value</i> |
|-------------------------------|-----------------------------|----------------|-------------|----------------|
| $BM = Dc * pop + \varepsilon$ | $Dc * pop$ | <0.001 | 1 | 0.98 |
| $BM = Dc + pop + \varepsilon$ | pop | 0.02 | 1 | 0.90 |
| $BM = Dc + \varepsilon$ | Dc | 0.19 | 1 | 0.67 |

6 Discussion complémentaire : paysage social et succès de la dispersion

6.1 Si la densité diminuait la qualité du dispersant...

Dans le premier article de ce chapitre nous évaluons l'influence de la masse des jeunes lièvres au moment de leur capture, sur le moment du départ, en fonction du sexe et dans deux populations chassées contrastées en termes de densité, en Beauce et en Auvergne. Nous montrons que le délai séparant le moment de la capture du jeune de sa dispersion est une fonction négative de sa masse à la capture, quels que soient le sexe ou la population. **Cette première observation tendrait à confirmer l'hypothèse selon laquelle les jeunes en condition physique insuffisante, ou « précoces » retarderaient le moment du départ.** Nous mettons aussi en évidence que les femelles se dispersent plus tard que les mâles à masse égale au moment de leur capture. L'effet est fort à faible densité, plus sujet à discussion à forte densité (*nous reviendront sur ce point plus tard*). Nous proposons alors que le retard observé dans le départ des femelles par rapport aux mâles repose essentiellement sur les divergences de stratégies reproductrices entre les sexes dans un système d'appariement de type polygyne-promiscuiste.

Le jeune mâle se dispersant va devoir faire face à des congénères adultes installés et bien décidés à monopoliser la ressource sexuelle que sont les femelles. Avant de partir, il devra s'assurer d'avoir suffisamment d'énergie pour supporter le coût de son déplacement et présenter suffisamment d'envergure pour tenir tête aux adultes contestataires, sans quoi sa dispersion serait un pari à bien faible bénéfice. Il a donc tout intérêt à retarder le moment du départ tant qu'il n'a pas acquis suffisamment d'assurance, de condition physique et tant que les parents lui laissent cette opportunité. Pour la jeune femelle, qui se disperse, la donne est sans doute légèrement différente car sa dispersion encoure probablement bien plus de risques que le mâle. Cette femelle va non seulement devoir se déplacer, trouver un site de reproduction libre et donc entrer en compétition avec les femelles adultes résidentes, mais aussi se reproduire, mettre bas et allaiter sa progéniture après un hiver rigoureux. La femelle dispersante va donc expérimenter bien plus de coûts qu'un mâle, simplement du fait de son investissement parental supérieur (voir discussion Chapitre 3). Si la dispersion doit être une stratégie avantageuse pour la femelle, *i.e.* lui

permettant d'augmenter son aptitude phénotypique, celle-ci aurait sans doute encore plus d'intérêts que le mâle à retarder le moment du départ, le temps d'emmagasiner suffisamment de réserves corporelles. Ce scénario supporterait donc le biais sexuel observé dans le moment du départ. Il laisserait aussi penser qu'il existe un seuil de masse corporelle critique (voir les travaux de Holekamp 1984, 1986, pour un exemple chez les mammifères, Chapitre 1) mais dépendant du sexe, en deçà duquel les jeunes lièvres ne se dispersent pas.

Maintenant, dans ce premier travail, **nous montrons aussi que les départs des individus arrivent plus tard à faible densité qu'à forte densité à masse égale au moment de la capture.** Si la densité a un effet négatif sur la croissance et la condition physique des jeunes à travers l'augmentation du niveau de compétition tel que nous le pronostiquons (*e.g.* chez les grands mammifères *Capreolus capreolus* (Hewison *et al.* 2002)), nous nous attendrions, compte tenu des arguments précédents, au scénario inverse. Pour expliquer ce résultat apparemment contradictoire, nous proposons alors que l'augmentation du niveau de compétition intra-spécifique pousse les jeunes les moins compétitifs à se disperser plus tôt qu'ils ne le feraient. La pression exercée par les adultes résidents, forçant le départ des plus jeunes, voire des plus jeunes les moins compétitifs, générerait du « bruit » autour de la condition physique optimale requise pour la dispersion, certains se dispersant en condition physique exceptionnellement faible. Ce « bruit » pourrait en partie expliquer la forte hétérogénéité concernant le moment du départ des jeunes femelles.

Cette hypothèse selon laquelle la qualité phénotypique de la fraction dispersante diffère selon le niveau de densité n'est pas nouvelle. Déjà, Lidicker (1975) propose pour les micromammifères montrant des fluctuations démographiques cycliques, que le « type » dispersant puisse varier selon les phases haute ou basse du cycle démographique, les individus les moins compétitifs (les plus jeunes, les plus âgés ou encore ceux en mauvaise condition physique) se dispersant plus lors du pic démographique (dispersion de saturation). Selon ce même raisonnement, **nos résultats pourraient laisser penser que la fraction dispersante à forte densité chez le lièvre d'Europe serait peut-être de moins bonne qualité qu'à faible densité.**

6.2 ... ou si les dispersants bénéficiaient d'une meilleure croissance à forte densité ?

Nous modèrerons toutefois l'interprétation non moins hâtive des résultats précédents. En effet, les conclusions tirées dans ce travail ont soulevé et soulèvent encore d'intenses discussions entre ses auteurs. L'origine du débat tient essentiellement aux faits que : nous ne connaissons pas l'âge réel des lièvres, nous ne connaissons pas la masse des individus au moment de leur dispersion, nous utilisons la masse comme proxy de l'âge, de la condition physique et de la qualité phénotypique.

Par conséquent l'interprétation de notre résultat est étroitement liée aux hypothèses suivantes : les taux de croissance sont plus faibles à forte densité ou égaux (équivalent à âge et masse corrélé de manière identique dans les deux populations), la masse est un bon indicateur de la qualité phénotypique du dispersant et la qualité phénotypique du dispersant est un pré-requis fondamental dans la réussite de la colonisation. Si la dernière hypothèse peut être considérée comme un solide axiome, les deux autres sont quant à elles beaucoup plus discutables et peuvent avoir des conséquences sans doute préjudiciables sur le sens de notre interprétation.

Est-ce que la masse peut être un bon proxy de la qualité du dispersant ?

La masse est généralement reconnue comme bon prédicteur de l'aptitude phénotypique des individus, que ce soit chez les grands mammifères (*e.g.* chez l'éléphant de mer. *Mirounga angustirostris* (Leboeuf & Reiter 1988)) ou chez les petits mammifères (*e.g.* chez l'écureuil rouge *Sciurus vulgaris* (Wauters & Dhondt 1989; Wauters & Dhondt 1995)), les plus gros individus bénéficiant en général d'une meilleure survie et/ou d'un meilleur succès reproducteur. Nous avons vu dans la partie introductive de ce chapitre que la qualité du dispersant résidait sans doute dans sa capacité à survivre pendant le transit à s'installer dans un nouveau site et s'y reproduire. Deux conditions sont donc nécessaires à la réussite de la dispersion : l'individu doit être en bonne condition physique, c'est-à-dire avoir suffisamment de réserves énergétiques, et être bon compétiteur pour se faire accepter des résidents.

Cependant, la masse n'est pas toujours liée à la condition physique (Virgl & Messier 1993; Schulte-Hostedde *et al.* 2001), la part relative de réserve grasseuse pouvant être en effet plus faible chez des individus au squelette lourd que chez des individus au squelette fin. Dans ce contexte, la masse seule ne serait donc pas un bon « proxy » de la qualité phénotypique du

dispersant. Toutefois, un individu plus lourd et/ou plus grand peut tirer avantage de sa taille lors des rencontres agonistiques indépendamment de ses réserves graisseuses. Une masse élevée conférerait cette fois-ci au dispersant un atout certain lors de l'installation, contrairement à un dispersant plus léger (*e.g.* chez l'écureuil rouge (Wauters *et al.* 2007)). Puisqu'il est peu probable que la condition physique soit corrélée de manière négative à la masse de l'individu, **il nous semble donc juste d'affirmer qu'un dispersant plus lourd sera plus à même de remplir sa mission, *i.e.* migrer, s'installer et se reproduire dans un nouvel environnement qu'un individu plus petit.**

Est-ce que les taux de croissance sont identiques entre les populations ?

Comme nous l'avons avancé dans l'introduction de cet article, nous aurions intuitivement tendance à prédire un taux de croissance faible à forte densité compte tenu d'une augmentation du niveau de compétition pour les ressources entre les congénères (*e.g.* chez les ongulés (Pettorelli *et al.* 2003; Stewart *et al.* 2005) ou encore chez les rongeurs (Wauters *et al.* 2007)). C'est ce qui est effectivement observé dans deux populations suédoises de lièvre d'Europe contrastées en termes de densité (Frylestam 1980). Cependant ce n'est là qu'un cas d'étude et la nature étant faite de variabilité, nous pouvons envisager tout type de *scenarii*. A l'inverse, si les taux de croissance sont supérieurs à forte densité, notre interprétation sera plus douteuse. En effet, prenons le problème à l'envers. Une faible densité peut être le signe d'une faible capacité d'accueil de l'habitat. La disponibilité des ressources peut être alors plus faible et donc le niveau de compétition intra-spécifique plus élevé dans la population de faible densité que dans la population de forte densité. Dans cette situation, le taux de croissance des jeunes nés à forte densité pourrait être accéléré par rapport à celui des individus nés dans la population de faible densité. **Le retard ainsi observé dans le départ des individus à faible densité ne serait alors que la résultante artefactuelle d'une différence de taux de croissance entre les deux populations, la masse et/ou l'âge des jeunes au moment de leur dispersion restant globalement similaires dans les deux populations.** Nous avons tenté de répondre à cette incertitude en comparant la masse des individus capturés pour des cohortes *a priori* identiques dans les deux populations, mais comme nous n'avons pas accès à l'âge des lièvres... le problème reste entier. Toutes ces discussions ont eu le mérite de déclencher un programme de recherche sur les méthodes d'estimation de l'âge indépendamment de la masse chez le lièvre d'Europe.

Nous ne sommes pas médiums. Même si parfois nous pouvons avoir quelques intuitions concernant le sens d'une hypothèse, il ne faudrait pas tomber dans la surinterprétation. Il est évident que nous sommes incapables compte tenu des résultats observés et de la faible information portée par les données de trancher entre les différents *scenarii*. Cependant, prenons grand soin de noter que tous les *scenarii* sont plausibles et, sauf exception pour le dernier, tous conduisent à l'observation suivante : **les dispersants présentent des caractéristiques sensiblement différentes entre les deux populations. Ce qui semble être un argument supplémentaire en faveur de la dépendance de la dispersion aux conditions environnementales.**

Chapitre 5

Conclusions générales et perspectives

Dans ce travail nous avons tenté d'isoler les facteurs favorisant le comportement de dispersion ainsi que les facteurs modulant l'intensité de ce comportement chez le lièvre d'Europe. Est-ce pour autant que nous sommes en mesure de donner à l'issue de ce travail **le schéma fonctionnel** de la dispersion chez cette espèce ? Non, certainement pas. Une ébauche est possible et nous en proposerons une, mais il est important ici de préciser que les nombreuses relations mises en évidence ne seront jamais qu'une interprétation simplifiée d'une réalité sans doute bien plus complexe. Ceci est d'autant plus vrai que nous ne mettons jamais en évidence de relation de cause à effet mais seulement des co-variations entre facteurs et traits d'histoire de vie. Nous n'apprendrons rien au lecteur maintenant averti en affirmant que le comportement de dispersion chez le lièvre d'Europe tout comme chez d'autres espèces est d'autant plus difficile à comprendre qu'il apparaît comme la résultante de l'action combinée d'une multitude de facteurs plus ou moins exclusifs.

Cette **pluricausalité** du comportement de dispersion (Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005) est souvent avancée comme source de résultats contradictoires concernant la direction de l'influence d'une condition particulière sur la dispersion. Les facteurs peuvent agir de concert, en opposition ou alors de manière interactive si bien qu'il est à tout moment facile d'affirmer à tort l'effet d'une condition alors que celle-ci n'est que la résultante secondaire d'une autre non identifiée (**e.g. chasse et densité, Chapitre 3**). L'hétérogénéité observée dans la direction de l'influence d'une condition peut être aussi étroitement liée à la variabilité des échelles d'étude tant en ce qui concerne l'échelle spatiale que l'échelle temporelle (**e.g. Chapitre 3 & 4**). Finalement, la pluricausalité du comportement de dispersion tient aussi sans doute au fait qu'il s'agit d'un 'super comportement', composé de plusieurs sous-comportements/phases rudimentaires : le départ de l'individu de son site d'origine, le mouvement entre les sites, l'installation de l'individu dans un nouveau site. A chacune de ces étapes rudimentaires, les facteurs influençant la dispersion pourront être différents et/ou la direction de leur influence opposée (**e.g. Chapitre 4**) tout simplement parce que l'objet de l'action sera différent à chacune de ces phases.

1. Importance d'étudier le processus dans son intégralité: du départ à l'installation en passant par le transit.

Si l'on s'en tenait aux seuls résultats présentés dans le premier article de ce travail, nous arriverions aux conclusions suivantes : « la densité de congénères et la chasse n'ont peu voire pas d'influence sur la dispersion des jeunes lièvres. Celle-ci est essentiellement liée à l'évitement de la consanguinité et aux compétitions locales pour les ressources et à l'accès aux partenaires ». Du moins, ce serait les conclusions que l'on tirerait des biais sexuels de dispersion (*n'oublions pas que nous ne montrons **jamais** l'influence de ces facteurs, cette dernière n'est simplement qu'inférée des différents travaux théoriques et des comparaisons des biais sexuels de dispersion entre espèces* (Chapitre 1)).

Toutefois, ce premier article ne s'intéresse qu'aux facteurs influençant les départs, et notamment les départs aboutissant à une dispersion effective des jeunes lièvres, *i.e.* s'installant définitivement dans leur nouveau site. Etant donnés les coûts en termes de survie mis en évidence durant la phase de transit (Chapitre 4), nous sous-estimons inévitablement la part dispersante originelle, et de fait nous perdons sans doute de l'information quant aux facteurs déclencheurs de la dispersion des individus. A titre d'exemple, si une grande partie des dispersants est tuée lors de la chasse, il nous sera difficile de connaître les motivations de ces derniers. Rien ne nous permet d'affirmer que les individus dispersants lors de la période de chasse le font pour les mêmes conditions.

Si la chasse semble jouer un rôle important dans l'utilisation de l'espace des individus et pourraient en partie générer des mouvements de dispersion définitifs, nous montrons aussi que la chasse réduit l'effectif originel de dispersant. C'est en s'intéressant au processus dans son intégralité qu'il est possible d'obtenir ce genre de conclusion. Finalement, alors que la densité n'apparaît pas comme facteur déterminant dans les départs des individus, il s'avère qu'elle peut influencer la décision d'installation des dispersants. Là encore, sans une étude approfondie de chaque stade de la dispersion, nous ne pourrions accéder à ces informations.

2. Dispersion et information publique en environnement « tout ou rien »

Nous avons proposé que les **congénères pourraient jouer un rôle déterminant dans le choix du site d'installation** du dispersant chez le lièvre d'Europe (Chapitre 3). Comme nous l'avons déjà écrit, les phénomènes d'attraction entre congénères ne sont pas rares, que ce soit chez les mammifères ou encore chez les oiseaux, mais les causes à l'origine de ce phénomène ne sont pas toujours bien identifiées. La densité de congénères est porteuse d'information concernant la qualité de l'environnement. Cette information peut être d'autant plus précieuse pour le jeune qui se disperse dans un environnement inconnu « *tout ou rien* » soumis à de **brusques changements d'origine anthropique**, tantôt présentant un couvert végétal important faisant sans doute office de refuge contre la prédation, tantôt nu et soumis à une forte prédation naturelle et humaine (chasse).

A la différence des mâles, pour qui l'investissement reproducteur est faible, les femelles misent beaucoup dans la reproduction et ce sans doute au détriment de leur propre survie (Trivers 1972; Stearns 1992). Les nombreuses portées par saison de reproduction ou encore le mode de gestation par superfœtation, sont des arguments en faveur de cette hypothèse. Elles auraient donc tout intérêt à choisir un « bon » habitat de reproduction, cela dès leur première tentative. En environnement temporellement constant, le choix de l'habitat peut se faire en temps réel, en expérimentant sa qualité, la disponibilité des ressources, ou encore le niveau de prédation. A l'opposé, en environnement brusquement changeant, la femelle se trouve face à dilemme qui est de prédire la qualité du site au moment de sa mise-bas. Dans cette situation, soit la femelle opte pour une stratégie de type « *bet-hedging* », soit elle essaye de maximiser ses chances de réussite. Une manière de maximiser ses chances de réussite serait d'obtenir de l'information de la part des congénères présents sur la qualité des sites les années précédentes puisque l'environnement n'est pas à même de fournir cette information. Afin de s'assurer un choix optimal de site de reproduction, la femelle devrait donc éviter les sites vacants pauvres en information. Pourquoi maintenant devrait-elle sélectionner les sites de plus forte densité ? En choisissant un site de moyenne densité, elle ne s'assure sans doute toujours pas un bon succès reproducteur compte-tenu de la variabilité temporelle de la qualité de l'habitat. En effet, un

habitat « moyen » a sans doute une probabilité beaucoup plus forte de voir sa qualité régresser l'année suivante qu'un très bon habitat. Si la densité de congénères reflète assez bien le succès reproducteur local, la stratégie la plus gagnante serait donc de cibler les sites de plus forte densité.

D'autre part, en dépit des coûts associés aux compétitions entre congénères à très forte densité, la femelle pourrait puiser de l'information concernant la présence de prédateurs, ou l'arrivée de prédateurs. Le lièvre d'Europe montre des comportements d'alarme en adoptant des postures particulières en présence de prédateurs tels que le renard, surtout lorsqu'il est en présence de congénères (Holley 1993). Ces comportements d'alarme ont largement été observés chez les ongulés sauvages en savane africaine où le niveau de prédation reste relativement élevé (Caro 1986a; Caro 1986b). Ils soulignent une certaine forme de communication entre congénères ayant pu évoluer en réponse au risque de prédation. La présence de congénères serait donc fortement bénéfique pour la femelle lièvre, qui n'a aucun moyen de défendre ses jeunes qu'elle laisse isolés pour la plupart du temps au gîte. Cette stratégie lui permettrait par les simples effets de dilution de limiter les risques de prédation sur sa progéniture et donc d'augmenter son propre succès reproducteur.

Nous proposons ici que la présence de congénères peut faire office d'information publique pour la jeune femelle concernant la qualité du site de reproduction. La présence de congénères n'est cependant pas toujours synonyme de succès. La notion d'information publique s'applique, si l'on s'en tient à sa définition rigoureuse, à tout type d'information extraite sur la qualité de l'habitat à partir de la performance des individus et non de leur présence (Danchin *et al.* 2001; Danchin *et al.* 2005). En d'autres termes, si la jeune hase utilise l'information publique, elle devrait baser son choix sur le succès reproducteur local bien plus que sur la présence de congénères. Toutefois, la présence est déjà synonyme de succès pour la jeune femelle, car elle renseigne sans doute d'un faible taux de prédation. La prédation est une source majeure de mortalité pour les jeunes (Holley 1993; Marboutin & Hansen 1998; Devillard & Bray 2009). Une forte densité de lièvres en fin de saison de reproduction reflète probablement une faible mortalité juvénile, et donc *ipso facto* un bon succès reproducteur dans le site en question contrairement aux sites de plus faible densité.

Comme nous l'avons déjà avancé dans cette thèse, **l'utilisation de l'information publique a grandement été démontrée chez les oiseaux mais rarement (voire jamais) chez les mammifères** alors que les phénomènes d'attraction entre congénères ne sont pas rares.

Afin de confirmer cette hypothèse, il serait intéressant de relier dans des travaux futurs, le choix du site d'installation des jeunes femelles dispersantes en fonction du succès reproducteur local de l'année précédant son départ. A défaut d'avoir accès directement au succès reproducteur local une année donnée, nous utiliserons les variations d'abondance observées sur le site d'installation des femelles dispersantes d'une année sur l'autre.

3. Prédation et intensité de la dispersion natale

Le second point qui ressort de ce travail concerne l'influence de la chasse, et de manière plus générale de la prédation dans les mouvements de dispersion. L'image parle d'elle-même : prenons un terrain vague dans lequel un groupe d'antilopes (*Aepyceros melampus*) pâture « insouciamment ». Ajoutons un chat, de préférence un gros chat tacheté qui court vite (*Acynonyx jubatus*). Que se passe t-il ? Les antilopes détalent en deux temps trois mouvements. C'est un fait, la prédation génère du mouvement chez les proies. Alors pourquoi ne génèrerait elle pas aussi des mouvements de dispersion ? **Très peu de travaux empiriques se sont intéressés à cette problématique.** Déjà, en 2001, Weisser écrit explicitement dans l'ouvrage "Dispersal" « *the survey shows that empirical evidence is still rudimentary for several of the effects of predation on dispersal* ». Quatre ans plus tard Bowler et Benton renchérissent dans une revue sur les causes et les conséquences de la dispersion (2005) : « *for most species, this effect has not been considered, although predator-induced prey dispersal is likely to have some interesting consequences for the stability of spatial predator-prey system* ». **La rareté des études tient sans doute au fait que l'intérêt porté sur le rôle de la prédation dans les phénomènes d'émigration est relativement récent.** Sur 305 travaux référencés dans l'ISI web of knowledge ayant pour mots clés « predation-risk dispersal », je n'ai référencé que 10 travaux empiriques décrivant **explicitement** l'influence de la prédation sur les mouvements de dispersion. Tous sont postérieurs à 2001 (Hakkarainen *et al.* 2001; Camphuysen 2002; Doligez & Clobert 2003; Yoder *et al.* 2004; Fisher & Wiebe 2006; Legagneux *et al.* 2009; Resetarits & Binckley 2009; McCauley & Rowe 2010; Poethke *et al.* 2010; Vitz & Rodewald 2010).

De façon générale, l'impact de la prédation sur la dispersion est généralement appréhendée sur la survie des dispersants ou dans le choix du site de reproduction. A l'inverse, bien moins de travaux se consacrent au rôle de la prédation dans le déclenchement du comportement de dispersion. Les quelques cas d'études concernent généralement les insectes chez qui la présence du prédateur pourrait stimuler la production de morphotypes ailés (Weisser 2001; Poethke *et al.* 2010). Chez les vertébrés supérieurs, l'hypothèse d'une dispersion-induite par la prédation a peu voire pas été abordée, encore moins lorsqu'il s'agit de dispersion natale. Ce constat est d'autant plus curieux que les corticostéroïdes, hormone de stress et de la peur sont généralement impliqués dans le déclenchement du comportement de dispersion chez les vertébrés supérieurs.

Dans ce travail, nous montrons que la chasse est associée à une augmentation de l'agitation spatiale et du taux d'exploration des individus notamment des jeunes lièvres. Nous proposons notamment que certaines de ces explorations pourraient se transformer en dispersion définitive, mais nous ne le montrons pas explicitement. Ces résultats laisseraient penser que les animaux pourraient ajuster leur déplacement et leur utilisation de l'espace en fonction du risque et des dérangements engendrés par la chasse. La prédation est une forme de pression de sélection qui a sans doute favorisé les individus les plus aptes à percevoir un tel risque et répondre à ce risque de la manière la plus juste. Des années de pression de chasse chez le lièvre d'Europe ont probablement sélectionné certains traits comportementaux et capacités cognitives permettant à l'individu d'intégrer des *stimuli* environnementaux associés à la chasse, et répondre à ces derniers de manière adaptée. Les preuves d'une réponse fonctionnelle à la chasse par les espèces exploitées sont par exemple bien mises en évidence chez les anatidés (Tamisier *et al.* 2003; Dooley *et al.* 2010) ou encore chez le sanglier (Keuling *et al.* 2008c; Keuling *et al.* 2008a; Tolon *et al.* 2009).

L'influence de la chasse et de manière plus générale de la prédation sur les variations des taux de dispersion pourra être évaluée dans des travaux futurs en améliorant notamment le modèle de capture-recapture déjà développé dans ce travail, et en affinant la résolution temporelle des occasions de capture. D'autre part, nous réanalyserons les données de radiopistage des jeunes lièvres dans la population Auvergnate à l'aide de ce modèle en distinguant clairement les individus dispersants depuis la zone chassée de ceux dispersants depuis la zone refuge. Nous essayerons notamment de voir s'il existe un retard à la dispersion entre ceux dispersants depuis la zone refuge de ceux dispersant en zone chassée.

L'identification du *stimulus* déclencheur du comportement est une autre voie de recherche à envisager. L'odeur du prédateur ou encore le niveau de stress local peuvent constituer ces déclencheurs. Dans le cadre de la chasse, il serait intéressant d'identifier les indices utilisés par les animaux pour répondre à cette augmentation du risque de prédation. Sont-ce les aboiements des chiens ? Les coups de fusil ? Une expérience « amusante » serait de simuler en dehors de toute période de chasse, un effet chasse, en organisant des battues par exemple, et de comparer les déplacements et l'agitation des individus à une parcelle témoin. Bien que cette idée puisse améliorer notre compréhension des mécanismes mises en place par les animaux pour échapper à la prédation, je doute fort, qu'aujourd'hui, une ACCA ou une fédération départementale des chasseurs ne laisse se réaliser ce genre d'expérience...

4. Fluctuation d'abondance chez le lièvre : où en sommes-nous ?

Dans cette thèse, nous avons volontairement négligé les conséquences démographiques du comportement de dispersion chez le lièvre d'Europe. Les raisons de ce choix sont simples :

(1) Nous ne voyons pas comment aborder cette problématique en l'absence des paramètres démographiques fondamentaux que sont **fécondité et sex-ratio** dans la population étudiée.

(2) La méconnaissance du comportement de dispersion chez le lièvre d'Europe à l'heure actuelle (une seule étude dans une seule population) associée à la complexité de ce comportement méritait qu'un travail y soit entièrement consacré. Le lecteur aura compris qu'il persiste **encore bon nombre d'interrogations** concernant ce processus malgré trois ans et demi de travail.

(3) La validation d'un scénario démographique repose sur la **reproductibilité des phénomènes observés dans le long terme**. Trois ans d'étude est insuffisant pour espérer entrevoir les conséquences d'une variation des taux de dispersion dans les démographies locales.

Comme souligné dans le paragraphe introductif de cette dernière partie, **il serait donc présomptueux compte-tenu des données à disposition et des résultats de ce travail d'expliquer les fluctuations d'abondance observées chez le lièvre seulement par la dispersion**. Des variations de fécondité ou de survie locale pourraient tout autant conduire à ces disparités d'un site à l'autre et/ou d'une année à l'autre.

Malgré tout, la petitesse de notre étude ne doit en aucun cas noyer les indices qu'elle nous laisse concernant les flux démographiques chez cette espèce. Ces indices doivent nous permettre d'envisager des *scenarii* hypothétiques qui devront être confirmés à l'avenir. Ces *scenarii* reposent sur une synthèse de la littérature et des tendances observées dans ce travail que voici :

- (1) *L'émigration concerne essentiellement les individus juvéniles et chevauche en partie la période de chasse.*
- (2) *L'émigration n'apparaît pas positivement liée à la densité locale sur le site d'origine. Si densité-dépendance il y a, l'émigration serait plutôt inversement liée à la densité locale.*
- (3) *Densité et pression de chasse sont inversement liées.*
- (4) *Les individus tendent naturellement à s'agréger en petits groupes.*
- (5) *Les jeunes dispersants, surtout les femelles tendraient à migrer vers les zones les plus peuplées.*

(6) *La chasse est la principale cause de mortalité des dispersants.*

(7) *La chasse perturbe l'utilisation de l'espace par les individus et pourrait conduire à des phénomènes d'émigration supplémentaires.*

Dispersion et attraction entre congénères

A partir de ces indices, nous pouvons légitimement penser que les variations locales d'abondance observées sur le court terme chez le lièvre d'Europe reposent **en partie sur des mouvements de dispersion des jeunes animaux orientés vers des habitats favorables de forte densité**. En effet, si le lièvre tend naturellement à s'agréger entre congénères, comme on peut le voir lors des comptages nocturnes, il n'est pas improbable que les jeunes se dispersant tendent préférentiellement à s'installer dans les habitats où la densité de congénère est importante, ou du moins à fuir les zones où la densité est la plus faible. C'est effectivement ce qui semble être le cas pour les jeunes femelles (Chapitre 3, article 2) mais **d'autres études sont nécessaires pour confirmer ce phénomène**.

Un taux de dispersion relativement élevé (au moins 40%, Chapitre 3, article 1) associé à des phénomènes d'immigration densité-dépendants positifs pourraient aussi **expliquer en partie la rapide diffusion du virus de l'EBHS** (« *European Brown Hare Syndrom* ») observée chez cette espèce (Billinis *et al.* 2005), ainsi que tout autre agent infectieux dont la transmission serait facilitée par la proximité des individus. Des mouvements de dispersion orientés vers les habitats les plus densément peuplés, associés à l'émergence de maladies infectieuses à forte densité, devraient contribuer aussi à amplifier les variations locales d'abondance dans le temps **en augmentant le risque d'extinction locale dans les zones les plus peuplées**. Dans ce contexte, il serait intéressant de relier la dynamique spatio-temporelle de la diffusion des maladies notamment de l'EBHS, à la dispersion.

La chasse pourrait être aussi un facteur clé dans les variations démographiques sur le court terme. En augmentant le risque de mortalité des individus dispersant (Chapitre 4, article 1) depuis les zones de forte densité, ou les zones refuges, vers de faible densité, la chasse **limiterait le flux d'individu en faveur des sites les moins peuplés**, ce qui là encore, entretiendrait les différences d'abondance locale observées.

Dispersion et effet « refuge »

Nous n'avons pas considéré l'influence des zones refuges dans ce travail sur les mouvements des animaux car elles étaient bien trop petites et ne chevauchaient que pour très peu d'entre elles leurs domaines vitaux. Dans le contexte des populations exploitées ces zones refuges doivent jouer le rôle de réservoir alimentant les zones chassées en périphérie. Cependant, dans un système source-puits, ces zones sont souvent identifiées comme des « mauvaises » source, entraînant à terme une instabilité du système car le flux d'individu vers les zones puits est souvent limité par un fort taux de prélèvement (effet bordure, les chasseurs prélevant en périphérie de la zone refuge) (Delibes *et al.* 2001a; Delibes *et al.* 2001b). **L'identification des flux entre les zones refuges et les zones chassées est donc d'une importance capitale pour les gestionnaires.**

Dans le travail de Bray *et al.* (2007) la densité de lièvre est inversement liée à la pression de chasse exercée sur le site. Cette règle semble assez générale pour toutes les populations de lièvres d'Europe. Elle peut s'expliquer de deux façons non exclusives : (i) les différences locales sont dues simplement à un taux de prélèvement supérieur en zones chassées, la zone refuge joue son rôle de source pour les sites périphériques, et/ou (ii) ces différences sont dues à des mouvements de dispersion orientés vers les zones refuges, soit en réponse à une augmentation du risque de prédation en dehors de ces dernières, soit simplement parce que les dispersants tendent naturellement à migrer vers les zones où la densité de congénère est la plus importante. À partir des résultats observés dans le travail de Bray *et al.* (2007) et cette thèse, il semblerait que les zones refuges n'aient pas le rôle escompté, les individus se dispersant plus des zones non chassées de faible densité, ou migrant en faveur des zones de forte densité. Toutefois, si les dispersants tendent naturellement à s'installer là où l'abondance est la plus forte, la valeur « conservatrice » des zones en réserve seraient aussi fortement remise en question. En effet, à terme, des phénomènes d'immigration importants en direction de ces zones pourraient avoir des conséquences dramatiques sur l'aptitude des individus *via* l'augmentation du niveau de compétition locale (qui pourrait se traduire par une baisse de fécondité locale) ou encore en facilitant l'émergence de maladies infectieuses.

Ces prédictions impliquent cependant principalement des mouvements définitifs orientés vers les zones refuges. **Il est donc nécessaire de confirmer l'hypothèse selon laquelle les individus dispersants sélectionneraient les sites de forte densité et notamment les zones refuges.** Ces questions pourront être abordées dans un prochain travail en ré exploitant les

données de radiopistage des jeunes lièvres dans la population Auvergnate. En suivant la même procédure que celle présentée dans l'article 2 de cette thèse, nous essayerons de voir si effectivement les jeunes dispersants depuis la zone chassée tendent à s'installer plus que par chance dans la zone refuge. Si cette hypothèse devait être vérifiée, nous tenterons de voir si les individus s'installant en zone refuge sont aussi ceux qui se dispersent au moment de l'ouverture de la chasse afin d'évaluer l'influence du paysage du risque dans le choix des sites d'installation par les dispersants.

Bibliographie

-
- Abdi, H. 2007. Bonferroni and Šidák corrections for multiple comparisons *in* N. J. Salkind, ed. Encyclopedia of Measurement and Statistics, Thousand Oaks, CA: Sage.
- Allaine, D. 2000. Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: evidence and hypotheses. Behavioural Processes 51:21-34.
- Allendorf, F. W., P. R. England, G. Luikart, P. A. Ritchie, and N. Ryman. 2008. Genetic effects of harvest on wild animal populations. Trends in Ecology and Evolution 23:327-337.
- Amarasekare, P. 1998. Interactions between local dynamics and dispersal: insights from single species models. Theoretical Population Biology 53:44-59.
- Anderson, P. K. 1989. Dispersal in rodents: a resident fitness hypothesis: American Society of Mammalogists Special Publication, v. 9.
- Arnason, A. N. 1972. Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. Researches on Population Ecology 13:97-113.
- . 1973. The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. Researches on Population Ecology 15:1-8.
- Avril, A., Y. Léonard, J. Letty, R. Péroux, J. S. Guitton, and D. Pontier. 2011. Natal dispersal of European hare in a high density population. Mammalian Biology 76:148-156.
- Baker, M. B., and S. Rao. 2004. Incremental costs and benefits shape natal dispersal: Theory and example with *Hemilepistus reaumuri*. Ecology 85:1039-1051.
- Barbraud, C., A. R. Johnson, and G. Bertault. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. Journal of Animal Ecology 72:246-257.
- Beacham, T. D. 1980. Dispersal during population fluctuations of the vole, *Microtus-Townsendii*. Journal of Animal Ecology 49:867-877.
- . 1981. Some demographic-aspects of dispersers in fluctuating populations of the vole *Microtus-Townsendii*. Oikos 36:273-280.
- Bekoff, M. 1977. Mammalian dispersal and ontogeny of individual behavioral phenotypes. American Naturalist 111:715-732.

- Bélíchon, S., J. Clobert, and M. Massot. 1996. Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 17:503-517.
- Bengtsson, B. O. 1978. Avoiding inbreeding: at what cost? *Journal of Theoretical Biology* 73:439-444.
- Bennetts, R. E., J. D. Nichols, J. D. Lebreton, R. Pradel, J. E. Hines, and W. M. Kitchens. 2001. Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals, Pages 2-22 in J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Berteaux, D., and S. Boutin. 2000. Breeding dispersal in female North American red squirrels. *Ecology* 81:1311-1326.
- Billinis, C., V. Psychas, D. K. Tontis, V. Spyrou, P. K. Birtsas, M. Sofia, F. Likotraftitis et al. 2005. European brown hare syndrome in wild European brown hares from Greece. *Journal of Wildlife Diseases* 41:783-786.
- Blums, P., J. D. Nichols, J. E. Hines, M. S. Lindberg, and A. Mednis. 2003. Estimating natal dispersal movement rates of female European ducks with multistate modelling. *Journal of Animal Ecology* 72:1027-1042.
- Boonstra, R., and C. J. Krebs. 1977. A fencing experiment on a population of *Microtus townsendii*. *Canadian Journal of Zoology* 55:1166-1175.
- Boulinier, T., K. D. McCoy, N. G. Yoccoz, J. Gasparini, and T. Tveraa. 2008. Public information affects breeding dispersal in a colonial bird: kittiwakes cue on neighbours. *Biology letters* 4:538-540.
- Bowler, D. E., and T. G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80:205-225.
- . 2009. Variation in dispersal mortality and dispersal propensity among individuals: the effects of age, sex and resource availability. *Journal of Animal Ecology*.
- Bray, Y. 1998. Vers une meilleure connaissance des flux démographiques chez le Lièvre d'Europe. Mémoire de DSER thesis, Université de Bourgogne, Dijon.
- Bray, Y., S. Champely, and D. Soyeux. 2002. Age determination in leverets of European hare *Lepus europaeus* based on body measurements. *Wildlife Biology* 8:31-39.
- Bray, Y., S. Devillard, E. Marboutin, B. Mauvy, and R. Peroux. 2007. Natal dispersal of european hare in France. *Journal of Zoology* 273:426-434.

- Bray, Y., and Y. Léonard. 2000. Efficacy and selectivity of hare (*Lepus europaeus*) "box trappe". *Game Wildlife Sciences* 17:219-240.
- Broekhuizen, S. 1971. Age determination and age composition of hare populations. *Union International des Biologistes du Gibiers. Actes du 10ème Congrès, Paris.* 477-489.
- Broekhuizen, S., and F. Maaskamp. 1979. Age determination in the European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in the Netherlands. *Z. Säugetierkunde* 44:162-175.
- Broekhuizen, S., and F. Maaskamp. 1980. Behavior of does and leverets of the European hare (*Lepus europaeus*) while nursing. *Journal of Zoology* 191:487-501.
- . 1982. Movement, home range and clustering in the European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in the Netherlands. *Mammalian Biology* 47:22-32.
- Brown, J., and A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58:445-449.
- Brown, J. S. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research* 1:49-71.
- Brownie, C., J. E. Hines, J. D. Nichols, K. H. Pollock, and J. B. Hestbeck. 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-markovian transitions. *Biometrics* 49:1173-1187.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, and J. L. Laake. 1993, *Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations.* London, Chapman & Sampling.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002, *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach.* New York, Springer-Verlag, New York.
- Cadahia, L., P. Lopez-Lopez, V. Urios, and J. J. Negro. 2008. Estimating the onset of dispersal in endangered Bonelli's Eagles *Hieraaetus fasciatus* tracked by satellite telemetry: a comparison between methods. *Ibis* 150:416-420.
- Caillol, M., M. Meunier, M. Mondainmonval, and P. Simon. 1986. Seasonal variations in the pituitary response to Lhrh in the Brown hare (*Lepus europaeus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 78:479-486.
- . 1989. Seasonal variations in testis size, testosterone and Lh basal levels, and pituitary-response to luteinizing-hormone releasing hormone in the Brown hare, *Lepus europaeus*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 67:1626-1630.
- Caillol, M., M. Mondainmonval, M. Meunier, and B. Rossano. 1991. Pituitary and ovarian responses to luteinizing-hormone-releasing hormone during pregnancy and after

- parturition in Brown hares (*Lepus europaeus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 92:89-97.
- . 1992. Influence of season of birth on onset of gonadotropic and ovarian functions in young doe hares (*Lepus europaeus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 96:747-753.
- Caillol, M., M. Mondainmonval, M. Meunier, and P. Simon. 1987. Influence of photoperiod and the ovary on the release of Lh induced by Lhrh in the hare (*Lepus europaeus*). *Pathologie Biologie* 35:1139-1140.
- Calenge, C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516-519.
- Camphuysen, K. 2002. Post-fledging dispersal of Common Guillemots *Uria aalge* guarding chicks in the North Sea: The effect of predator presence and prey availability at sea. *Ardea* 90:103-119.
- Caro, T. M. 1986a. The Functions of stotting - a review of the hypotheses. *Animal Behaviour* 34:649-662.
- . 1986b. The Functions of stotting in Thomson gazelles - Some tests of the predictions. *Animal Behaviour* 34:663-684.
- . 2005, *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago, University of Chicago Press.
- Choquet, R. 2007. E-SURGE 1.0 User's Manual. CEFÉ, Montpellier, France.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009. Program E-SURGE: A software application for fitting multievent models., Pages 845-865 *in* D. L. David, E. G. Cook, and J. M. Conroy, eds. *Environmental and Ecological Statistics*.
- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols. 2001, *Dispersal*. New York, Oxford University Press.
- Clobert, J., and J. D. Lebreton. 1985. Dependence of Environmental-Factors in Estimation of Survival Rates from Capture-Recapture. *Biometrics* 41:1031-1037.
- Clutton-Brock, T. 1988, *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Chicago, University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 236:339-372.
- Comins, H. N., W. D. Hamilton, and R. M. May. 1980. Evolutionarily Stable Dispersal Strategies. *Journal of Theoretical Biology* 82:205-230.

- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429-438.
- Cote, J., and J. Clobert. 2007. Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:383-390.
- Cote, J., J. Clobert, T. Brodin, S. Fogarty, and A. Sih. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365:4065-4076.
- Cowan, D. P., and D. J. Bell. 1986. Leporid social behavior and social organization. *Mammal Review* 16:169-179.
- Daly, M., M. Wilson, P. R. Behrends, and L. F. Jacobs. 1990. Characteristics of kangaroo rats, *Dipodomys merriami*, associated with differential predation risk. *Animal Behaviour* 40:380-389.
- Danchin, E., L. A. Giraldeau, T. J. Valone, and R. H. Wagner. 2005. Defining the concept of public information - Response. *Science* 308:355-356.
- Danchin, E., D. Heg, and B. Doligez. 2001. Public information and breeding habitat selection, Pages 243-258 *in* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Delibes, M., P. Ferraras, and P. Gaona. 2001a. Attractive sinks, how individual behavioural decisions determine source-sink dynamics. *Ecology* 4:401-403.
- Delibes, M., P. Gaona, and P. Ferreras. 2001b. Effects of an attractive sink leading into maladaptive habitat selection. *The American Naturalist* 158:277-285.
- Devillard, S., J. Aubineau, F. Berger, Y. Leonard, A. Roobrouck, and S. Marchandeu. 2008. Home range of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in three contrasting French populations. *Mammalian Biology* 73:128-137.
- Devillard, S., and Y. Bray. 2009. Assessing the effect on survival of natal dispersal using multistate capture-recapture models. *Ecology* 90:2902-2912.
- Devillard, S., L. Say, and D. Pontier. 2004. Molecular and behavioural analyses reveal male-biased dispersal between social groups of domestic cats. *Ecoscience* 11:175-180.
- Dias, P. C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11:326-330.
- Dieffendorfer, J. E. 1998. Testing models of source-sink dynamics and balanced dispersal. *Oikos* 81:417-433.

- Dobson, F. S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* 30:1183-1192.
- Dobzhansky, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher* 35:125-129.
- Doerr, E. D., and V. A. J. Doerr. 2005. Dispersal range analysis: quantifying individual variation in dispersal behaviour. *Oecologia* 142:1-10.
- Doligez, B., C. Cadet, E. Danchin, and T. Boulinier. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* 66:973-988.
- Doligez, B., and J. Clobert. 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84:2582-2588.
- Doligez, B., T. Part, E. Danchin, J. Clobert, and L. Gustafsson. 2004. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 73:75-87.
- Doncaster, C. P., J. Clobert, B. Doligez, L. Gustafsson, and E. Danchin. 1997. Balanced dispersal between spatially varying local populations: An alternative to the source-sink model. *American Naturalist* 150:425-445.
- Dooley, J. L., T. A. Sanders, and P. F. Doherty. 2010. Mallard response to experimental walk-in and shooting disturbance. *The Journal of Wildlife Management* 74:1815-1824.
- Duffy, A. M., and J. R. Belthoff. 2001. Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones, Pages 223-234 in J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Duriez, O., S. A. Saether, B. J. Ens, R. Choquet, R. Pradel, R. H. D. Lambeck, and M. Klaassen. 2009. Estimating survival and movements using both live and dead recoveries: a case study of oystercatchers confronted with habitat change. *Journal of Applied Ecology* 46:144-153.
- Emlen, S. T., and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Fisher, R. A. 1930, *The genetical theory of natural selection*. New York, Clarendon Press.
- Fisher, R. J., and K. L. Wiebe. 2006. Breeding dispersal of Northern Flickers *Colaptes auratus* in relation to natural nest predation and experimentally increased perception of predation risk. *Ibis* 148:772-781.

- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development *Acta Biotheoretica* 19:16-36.
- Fretwell, S. D., and H. L. J. Lucas. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19:16-36.
- Frid, A., and L. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6:11.
- Frylestam, B. 1980. Reproduction in the European hare in southern Sweden. *Holarctic Ecology* 3:74-80.
- Gadgil, M. 1971. Dispersal: Population Consequences and Evolution. *Ecology* 52:253-&.
- Gaillard, J. M., A. J. M. Hewison, P. Kjellander, N. Pettorelli, C. Bonenfant, B. Van Moorter, O. Liberg et al. 2008. Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275:2025-2030.
- Gaines, M. S., and L. R. McClenaghan. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:163-196.
- Gandon, S. 1999. Kin competition, the cost of inbreeding and the evolution of dispersal. *Journal of Theoretical Biology* 200:345-364.
- Gandon, S., and Y. Michalakis. 2001. Multiple causes of the evolution of dispersal, Pages 159-171 in J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Gandon, S., and F. Rousset. 1999. Evolution of stepping-stone dispersal rates. *Proceedings of the Royal Society London* 266:2507-2513.
- Gillis, E. A., and C. J. Krebs. 1999. Natal dispersal of snowshoe hares during a cyclic population increase. *Journal of Mammalogy* 80:933-939.
- Gimenez, O., R. Choquet, and J. D. Lebreton. 2003. Parameter redundancy in multistate capture-recapture models. *Biometrical Journal* 45:704-722.
- Gotelli, N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography* 10:337-343.
- Gotelli, N. J., and G. R. Graves. 1996, *Null Models in Ecology*. Washington, DC, Smithsonian Institution Press.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140-1162.

- Greenwood, P. J., and P. H. Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1-21.
- Grosbois, V., and G. Tavecchia. 2003. Modeling dispersal with capture-recapture data: Disentangling decisions of leaving and settlement. *Ecology* 84:1225-1236.
- Gundersen, G., and H. P. Andreassen. 1998. Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus*. *Animal Behaviour* 56:1355-1366.
- Gundersen, G., H. P. Andreassen, and R. A. Ims. 2002. Individual and population level determinants of immigration success on local habitat patches: an experimental approach. *Ecology Letters* 5:294-301.
- Gustafson, R. J., E. E. Rice, D. J. Gramer, and B. C. White. 2003. A view of future human colonies on Mars, Pages 1250-1257 in M. S. ElGenk, ed. *Space Technology and Applications International Forum - Staif 2003. Aip Conference Proceedings*. Melville, Amer Inst Physics.
- Hakkarainen, H., P. Ilmonen, V. Koivunen, and E. Korpimäki. 2001. Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Oecologia* 126:355-359.
- Halekoh, U., H. Søren, and J. Yan. 2006. The R package geepack for generalized estimating equations. *Journal of statistical software* 15.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour (Parts 1 and II). *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.
- . 1970. Selfish and spiteful behaviour in a evolutionary model. *Nature* 269:578-581.
- . 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:193-232.
- Hanski, I. 1999, *Metapopulation Ecology*. Oxford, Oxford University Press.
- Hanski, I., and M. E. Gilpin. 1997, *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. San Diego, Academic Press.
- Hanski, I., and C. D. Thomas. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation* 68:167-180.
- Haughland, D. L., and K. W. Larsen. 2004. Exploration correlates with settlement: red squirrel dispersal in contrasting habitats. *Journal of Animal Ecology* 73:1024-1034.
- Heino, M., and I. Hanski. 2001. Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. *American Naturalist* 157:495-511.

- Heino, M., V. Kaitala, E. Ranta, and J. Lindstrom. 1997. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 264:481-486.
- Hestbeck, J. B. 1982. Population regulation of cyclic mammals - the social fence hypothesis. *Oikos* 39:157-163.
- . 1988. Population regulation of cyclic mammals - a model of the social fence hypothesis. *Oikos* 52:156-168.
- Hewison, A. J. M., J. M. Gaillard, J. M. Angibault, G. Van Laere, and J. P. Vincent. 2002. The influence of density on post-weaning growth in roe deer *Capreolus capreolus* fawns. *Journal of Zoology* 257:303-309.
- Holekamp, K. E. 1986. Proximal causes of natal dispersal in Beldings ground-squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Ecological Monographs* 56:365-391.
- Holley, A. J. F. 1993. Do Brown Hares Signal to Foxes. *Ethology* 94:21-30.
- Holt, R. D. 1985. Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical Population Biology* 28:181-208.
- . 1996. Adaptive evolution in a source-sink environment: direct and indirect effects of density-dependence on niche evolution. *Oikos* 75:182-192.
- . 1997. On the evolutionary stability of sink populations. *Evolutionary Ecology* 11:723-731.
- Howard, W. E. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist* 63:152-161.
- Ims, R. A., and H. P. Andreassen. 2005. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics, Pages 913-918.
- Ims, R. A., J. A. Henden, and S. T. Killengreen. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology & Evolution* 23:79-86.
- Ims, R. A., and D. Ø. Hjermann. 2001. Condition-dependent dispersal, Pages 209-222 in J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Johnson, A. R. and M. S. Gaines. 1985. Selective basis for the emigration of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: open field experiment. *Journal of Animal Ecology* 54: 399-410.

- Johnson, A. R., and M. S. Gaines. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:449-480.
- Johnson, C. A., J. M. Fryxell, I. D. Thompson, and J. A. Baker. 2009. Mortality risk increases with natal dispersal distance in American martens. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276:3361-3367.
- Johst, K., and R. Brandl. 1997. The effect of dispersal on local population dynamics. *Ecological Modelling* 104:87-101.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.
- Jones, W. T., P. M. Waser, L. F. Elliott, and N. E. Link. 1988. Philopatry, dispersal, and habitat-saturation in the banner-tailed kangaroo rat, *Dipodomys spectabilis*. *Ecology* 69:1466-1473.
- Kenward, R. E. 2001, *A Manual for Wildlife Radio Tagging*. London Academic Press.
- Kenward, R. E., V. Marcstrom, and M. Karlbom. 1993. Postnestling behavior in goshawks, *Accipiter-Gentilis* .1. the Causes of Dispersal. *Animal Behaviour* 46:365-370.
- Kenward, R. E., S. P. Rushton, C. M. Perrins, D. W. Macdonald, and A. B. South. 2002. From marking to modelling: dispersal study techniques for land vertebrates, Pages 50-71 in J. M. Bullock, R. E. Kenward, and R. S. Hails, eds. *Dispersal Ecology*.
- Keuling, O., N. Stier, and M. Roth. 2008a. Annual and seasonal space use of different age classes of female wild boar *Sus scrofa* L. *European Journal of Wildlife Research* 54:403-412.
- . 2008b. Commuting, shifting or remaining? Different spatial utilisation patterns of wild boar *Sus scrofa* L. in forest and field crops during summer. *Mammalian Biology* 74:145-152.
- . 2008c. How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* L.? *European Journal of Wildlife Research* 54:729-737.
- Komdeur, J., and B. J. Hatchwell. 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology & Evolution* 14:237-241.
- Korpimäki, E., and C. J. Krebs. 1996. Predation and population cycles of small mammals - A reassessment of the predation hypothesis. *Bioscience* 46:754-764.
- Kovacs, G., and I. Heltay. 1981, Study of a European hare population mosaic in Hungarian lowland World Lagomorph Conference:508-528.

- Krebs, C. J. 1988. The Experimental Approach to Rodent Population-Dynamics. *Oikos* 52:143-149.
- Kuijper, D. P. J., and J. P. Bakker. 2008. Unpreferred plants affect patch choice and spatial distribution of European brown hares. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 34:339-344.
- Kunkele, J., and D. vonHolst. 1996. Natal dispersal in the European wild rabbit. *Animal Behaviour* 51:1047-1059.
- Laake, J. L., S. Buckland, D. R. Anderson, and K. P. Burnham. 1994, Distance sampling guide. Colorado State University Fort Collins, Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit.
- Lambin, X., J. Aars, and S. B. Piertney. 2001. Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence, Pages 115-126 in J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Lambin, X., S. J. Petty, and J. L. MacKinnon. 2000. Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology* 69:106-118.
- Langbein, J., M. R. Hutchings, S. Harris, C. Stoate, S. C. Tapper, and S. Wray. 1999. Techniques for assessing the abundance of Brown Hares *Lepus europaeus*. *Mammal Review* 29:93-116.
- Larsen, K., and S. Boutin. 1994. Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology* 75:214-223.
- Leboeuf, B., and J. Reiter. 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals, Pages 344-362 in T. Clutton-Brock, ed. *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Chicago, Chicago University Press.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Lebreton, J. D., J. D. Nichols, R. J. Barker, R. Pradel, and J. A. Spendelow. 2009. Modeling Individual Animal Histories with Multistate Capture-Recapture Models. *Advances in Ecological Research*, Vol 41 41:87-173.
- Lebreton, J. D., and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29:353-369.

- Legagneux, P., P. Inchausti, F. Bourguemestre, F. Latraube, and V. Bretagnolle. 2009. Effect of predation risk, body size, and habitat characteristics on emigration decisions in mallards. *Behavioral Ecology* 20:186-194.
- Lens, L., and L. A. Wauters. 1996. Effects of population growth on Crested Tit *Parus cristatus* post-fledging settlement. *Ibis* 138:545-551.
- Levins, R. 1970. Extinctions. *Lectures on mathematics in the life sciences* 2:75-107.
- Levins, R., and R. Mac Arthur. 1966. The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment: variations on a theme by Howard Levene. *American Naturalist* 100:585-589.
- Liang, K.-Y., and S. L. Zeger. 1986. Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika* 73:13-22.
- Lidicker. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals, Pages 103-128 in F. B. Golley, K. Petrusiewicz, and L. Ryszkowski, eds. *Small mammals: their production and population dynamics*. London, Cambridge University Press.
- Lin, Y. K., B. Keane, A. Isenhour, and N. G. Solomon. 2006. Effects of patch quality on dispersal and social organization of prairie voles: An experimental approach. *Journal of Mammalogy* 87:446-453.
- Lincoln, G. A. 1974. Reproduction and march madness in Brown hare, *Lepus europaeus*. *Journal of Zoology* 174:1-14.
- . 1976. Seasonal-changes in pineal-gland related to reproductive-cycle in male hare, *Lepus europaeus*. *Journal of Reproduction and Fertility* 46:489-491.
- Lincoln, G. A., and P. C. B. Mackinnon. 1976. Study of seasonally delayed puberty in male hare, *Lepus europaeus*. *Journal of Reproduction and Fertility* 46:123-128.
- Macdonald, D. W., C. Newman, C. D. Buesching, and P. J. Johnson. 2008. Male-biased movement in a high-density population of the Eurasian badger (*Meles meles*). *Journal of Mammalogy* 89:1077-1086.
- Manel, S., O. E. Gaggiotti, and R. S. Waples. 2005. Assignment methods: matching biological questions techniques with appropriate. *Trends in Ecology & Evolution* 20:136-142.
- Marboutin, E., and N. J. Aebischer. 1996. Does harvesting arable crops influence the behaviour of the European hare *Lepus europaeus*? *Wildlife Biology* 2:83-91.

- Marboutin, E., Y. Bray, R. Peroux, B. Mauvy, and A. Lartiges. 2003. Population dynamics in European hare: breeding parameters and sustainable harvest rates. *Journal of Applied Ecology* 40:580-591.
- Marboutin, E., and K. Hansen. 1998. Survival rates in a nonharvested brown hare population. *Journal of Wildlife Management* 62:772-779.
- Marboutin, E., and R. Peroux. 1995. Survival pattern of European hare in a decreasing population. *Journal of Applied Ecology* 32:809-816.
- Marboutin, E., and R. Péroux. 1999. Some aspects of the spatial distribution of hares (*Lepus europaeus*) at night. *Game Wildlife Sciences* 16:143-156.
- Massot, M., and J. Clobert. 1995. Influence of maternal food availability on offspring dispersal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:413-418.
- Massot, M., J. Clobert, J. Lecomte, and R. Barbault. 1994. Incumbent advantage in common lizards and their colonizing ability. *Journal of Animal Ecology* 63:431-440.
- Matthysen, E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28:403-416.
- May, R. M. 1979. When to be incestuous. *Nature* 279:192-194.
- McCauley, S. J., and L. Rowe. 2010. *Notonecta* exhibit threat-sensitive, predator-induced dispersal. *Biology Letters* 6:449-452.
- McCullagh, P., and J. A. Nelder. 1992. *Generalized Linear Models*. London, Chapman and Hall.
- McLellan, B. N., and F. W. Hovey. 2001. Natal dispersal of grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology* 79:838-844.
- McPeck, M. A., and R. D. Holt. 1992. The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *American Naturalist* 140:1010-1027.
- McShea, W. J. 1990. Social tolerance and proximate mechanisms of dispersal among winter groups of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Animal Behaviour* 39:346-351.
- McShea, W. J., and D. M. Madison. 1992. Alternative approaches to study of small mammal dispersal: insights from radiotelemetry, Pages 319-332 in N. C. Stenseth, and W. J. Z. Lidicker, eds. *Animal dispersal: small mammals as a model*. London, Chapman & Hall.
- Mendel, J. G. 1865. Versuche über Pflanzenhybriden *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*. Bd. IV für das Jahr, *Abhandlungen*:3-47.
- Meylan, S., J. Belliure, J. Clobert, and M. de Fraipont. 2002. Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Hormones and Behavior* 42:319-326.

- Meylan, S., and J. Clobert. 2005. Is corticosterone-mediated phenotype development adaptive? - Maternal corticosterone treatment enhances survival in male lizards. *Hormones and Behavior* 48:44-52.
- Meylan, S., J. Clobert, and M. De Fraipont. 2000. Maternal stress and juvenile dispersal in the common lizard. *American Zoologist* 40:1132-1132.
- Meylan, S., J. Clobert, and B. Sinervo. 2007. Adaptive significance of maternal induction of density-dependent phenotypes. *Oikos* 116:650-661.
- Moore, J., and R. Ali. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour* 32:94-112.
- Morton, M. L., M. W. Wakamatsu, M. E. Pereyra, and G. A. Morton. 1991. Postfledging dispersal, habitat imprinting, and philopatry in a montane, migratory sparrow. *Ornis Scandinavica* 22:98-106.
- Neveu, P. J., and S. Moya. 1997. In the mouse, the corticoid stress response depends on lateralization. *Brain Research* 749:344-346.
- Nichols, J. D., and J. E. Hines. 1993. Survival estimation in the presence of tag loss using joint analysis of capture-recapture data *in* J. D. Lebreton, and P. M. North, eds. *Marked individuals in the study of bird populations*. Basel, Switzerland, Advances in Life Sciences, Birkhäuser Verlag
- Nilsson, J. A., and H. G. Smith. 1985. Early fledgling mortality and the timing of juvenile dispersal in the marsh tit *Parus palustris*. *Ornis Scandinavica* 16:293-298.
- Nunes, S., C. D. T. Ha, P. J. Garrett, E. M. Mueke, L. Smale, and K. E. Holekamp. 1998. Body fat and time of year interact to mediate dispersal behaviour in ground squirrels. *Animal Behaviour* 55:605-614.
- Nunes, S., and K. E. Holekamp. 1996. Mass and fat influence the timing of natal dispersal in Belding's ground squirrels. *Journal of Mammalogy* 77:807-817.
- Nunes, S., K. M. Pelz, E. M. Muecke, K. E. Holekamp, and I. Zucker. 2006. Plasma glucocorticoid concentrations and body mass in ground squirrels: Seasonal variation and circannual organization. *General and Comparative Endocrinology* 146:136-143.
- O'Riain, M. J., J. U. M. Jarvis, and C. G. Faulkes. 1996. A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature* 380:619-621.
- Odum, E. P., and E. J. Kuensler. 1955. Measurements of territory and home range size in birds. *Auk* 72:128-137.

- Parker G. A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. Pages 123-166. *in* S. B. S. Blum and N. A. Blum, eds. Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects. New York, Academic Press.
- Pepin, D. 1973. Recherche d'un critère d'âge chez le lièvre *Lepus europaeus*. Annales de Zoologie. 5:271-281.
- Pepin, D. 1979. Body weight of hares in the Paris Basin (France), Pages 229-238 *in* K. Myers and C. D. Mac Innes eds. World Lagomorph Conference. Guelph.
- Pepin, D., and J. M. Angibault. 2007. Selection of resting sites by the European hare as related to habitat characteristics during agricultural changes. European Journal of Wildlife Research 53:183-189.
- Perrin, N., and J. Goudet. 2001. Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal, Pages 127-146 *in* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. Dispersal. Oxford, Oxford University Press.
- Perrin, N., and V. Mazalov. 1999. Dispersal and inbreeding avoidance. American Naturalist 154:282-292.
- . 2000. Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. American Naturalist 155:116-127.
- Pettorelli, N., S. Dray, J. M. Gaillard, D. Chessel, P. Duncan, A. Illius, N. Guillon et al. 2003. Spatial variation in springtime food resources influences the winter body mass of roe deer fawns. Oecologia 137:363-369.
- Pielowski, Z. 1971. The individual growth curve of the hare. Acta Theriologica 16:79-88.
- Pielowski, Z. 1972. Home range and degree of residence of the European hare. Acta Theriologica 17:93-103.
- Poethke, H. J., W. W. Weisser, and T. Hovestadt. 2010. Predator-induced dispersal and the evolution of conditional dispersal in correlated environments. American Naturalist 175:577-586.
- Pollock, K. H., M. J. Conroy, and W. S. Hearn. 1995. Separation of hunting and natural mortality using ring-return models: An overview. Journal of Applied Statistics 22:557-566.
- Pradel, R. 1993. Flexibility in Survival analysis from recapture data: Handling trap-dependence, Pages 29-37 *in* J. D. Lebreton, and P. M. North, eds. Marked individuals in the study of bird populations. Basel, Switzerland, Advances in Life Sciences, Birkhäuser Verlag.

- . 2005. Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442-447.
- Pradel, R., O. Gimenez, and J. D. Lebreton. 2005. Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 28:189-204.
- Pradel, R., C. M. A. Wintrebert, and O. Gimenez. 2003. A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59:43-53.
- Puig, S., F. Videla, M. I. Cona, and S. A. Monge. 2007. Diet of the brown hare (*Lepus europaeus*) and food availability in northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Mammalian Biology* 72:240-250.
- Pulliam, R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American naturalist* 132:625-661.
- Pusey, A., and M. Wolf. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 11:201-206.
- Queller, D. C. 1997. Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 264:1555-1557.
- R Development Core Team. 2004. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raup, D. M. 1994. The Role of extinction in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91:6758-6763.
- Reichlin, T., E. Klansek, and K. Hacklander. 2006. Diet selection by hares (*Lepus europaeus*) in arable land and its implications for habitat management. *European Journal of Wildlife Research* 52:109-118.
- Reitz, F., and Y. Leonard. 1994. Characteristics of European hare *Lepus europaeus* use of space in a french agricultural region of intensive farming. *Acta Theriologica* 39:143-157.
- Resutarits, W. J., and C. A. Binckley. 2009. Spatial contagion of predation risk affects colonization dynamics in experimental aquatic landscapes. *Ecology* 90:869-876.
- Richard, E., N. Morellet, B. Cargnelutti, J. M. Angibault, C. Vanpé, and A. J. M. Hewison. 2008. Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut. *Behavioural Processes*.
- Ripley, B. D. 1981, *Spatial statistics*. New York, NY..
- Roberts, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* 51:1077-1086.

- Roedenbeck, I., and P. Voser. 2008. Effects of roads on spatial distribution, abundance and mortality of brown hare (*Lepus europaeus*) in Switzerland. *European Journal of Wildlife Research* 54:425-437.
- Roff, D. A., and D. J. Fairbain. 2001. The genetic basis of dispersal and migration, and its consequences for the evolution of correlated traits, Pages 191-202 *in* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Ronce, O., J. Clobert, and M. Massot. 1998. Natal dispersal and senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95:600-605.
- Ronce, O., I. Olivieri, J. Clobert, and E. Danchin. 2001. Perspectives on the study of dispersal evolution, Pages 345-360 *in* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford university Press.
- Roper, T. J., J. R. Ostler, and L. Conradt. 2003. The process of dispersal in badgers *Meles meles*. *Mammal Review* 33:314-318.
- Rousset, F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145:1219-1228.
- . 2000. Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology* 13:58-62.
- . 2010. Genetic approaches to the estimation of dispersal rates, Pages 35-48 *in* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Rühe, F., and U. Hohmann. 2004. Seasonal locomotion and home-range characteristics of European hares (*Lepus europaeus*) in an arable region in central Germany. *European Journal of Wildlife Research* 50:101-111.
- Sandell, M. 1986. Movement patterns of male stoats *Mustela erminea* during the mating season: differences in relation to social status. *Oikos* 47:63-70
- Schulte-Hostedde, A. I., J. S. Millar, and G. J. Hickling. 2001. Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 79:1021-1029.
- Schwarz, C. J., J. F. Schweigert, and A. N. Arnason. 1993. Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics* 49:177-193.
- Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple-recapture *census*. *Biometrika*:249-259.
- Selonen, V., and I. K. Hanski. 2006. Habitat exploration and use in dispersing juvenile flying squirrels. *Journal of Animal Ecology* 75:1440-1449.

- Sheriff, M. J., C. J. Krebs, and R. Boonstra. 2009. The sensitive hare: sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology* 78:1249-1258.
- Sinervo, B., R. Calsbeek, T. Comendant, C. Both, C. Adamopoulou, and J. Clobert. 2006. Genetic and maternal determinants of effective dispersal: the effect of sire genotype and size at birth in side-blotched lizards 168:88-99.
- Sinervo, B., and J. Clobert. 2003. Morphs, dispersal behavior, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science* 300:1949-1951.
- Smith, R. K., N. V. Jennings, and S. Harris. 2005a. A quantitative analysis of the abundance and demography of European hares *Lepus europaeus* in relation to habitat type, intensity of agriculture and climate. *Mammal Review* 35:1-24.
- Smith, R. K., N. V. Jennings, A. Robinson, and S. Harris. 2004. Conservation of European hares *Lepus europaeus* in Britain: is increasing habitat heterogeneity in farmland the answer? *Journal of Applied Ecology* 41:1092-1102.
- Smith, R. K., N. V. Jennings, F. Tataruch, K. Hacklander, and S. Harris. 2005b. Vegetation quality and habitat selection by European hares *Lepus europaeus* in a pastoral landscape. *Acta Theriologica* 50:391-404.
- Soutullo, A., V. Urios, M. Ferrer, and S. G. Penarrubia. 2006. Post-fledging behaviour in Golden Eagles *Aquila chrysaetos*: onset of juvenile dispersal and progressive distancing from the nest. *Ibis* 148:307-312.
- Sparrowe, R. D., and P. E. Springer. 1970. Seasonal activity patterns of white-tailed deer in eastern South Dakota. *Journal of Wildlife Management* 34:420-431.
- Stamps, J. 2001. Habitat selection y dispersers: integrating proximate and ultimate approaches, Pages 235-246 in J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford University Press.
- Stearns. 1992, *The evolution of life histories*. Oxford, England, Oxford University Press
- Stenseth, N. C., and W. J. Z. Lidicker. 1992a, *Animal dispersal. Small mammals as a model*. London, Chapman and Hall.
- . 1992b. Presaturation and saturation dispersal 15 year later: some theoretical considerations, Pages 201-223 *Animal Dispersal. Small mammals as a model*. London, Chapman and Hall.

- Stewart, K. M., R. T. Bowyer, B. L. Dick, B. K. Johnson, and J. G. Kie. 2005. Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia* 143:85-93.
- Tamisier, A., A. Bechet, G. Jarry, J. C. Lefevre, and Y. Le Maho. 2003. Effects of hunting disturbance on waterbirds. A review of literature. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* 58:435-449.
- Tapper, S. C., and R. F. W. Barnes. 1986. Influence of farming practice on the ecology of the Brown hare (*Lepus europaeus*). *Journal of Applied Ecology* 23:39-52.
- Tattersall, F. H., D. W. Macdonald, B. J. Hart, and W. Manley. 2004. Balanced dispersal or source-sink - do both models describe wood mice in farmed landscapes? *Oikos* 106:536-550.
- Tester, J. R., and K. L. Heezen. 1965. Deer response to a drive *census* determined by radio tracking. *Bioscience* 15:100-104.
- Tinbergen, N. 1951, *The study of instinct*. Oxford, Oxford University Press.
- Tolon, V., S. Dray, A. Loison, A. Zeileis, C. Fischer, and E. Baubet. 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Canadian Journal of Zoology* 87:1129-1137.
- Travis, J. M. J., and C. Dytham. 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266:723-728.
- . 2002. Dispersal evolution during invasions. *Evolutionary Ecology Research* 4:1119-1129.
- Travis, J. M. J., D. J. Murrell, and C. Dytham. 1999. The evolution of density-dependent dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266:1837-1842.
- Trefilov, A., J. Berard, M. Krawczak, and J. Schmidtke. 2000. Natal dispersal in rhesus macaques is related to serotonin transporter gene promoter variation. *Behavior Genetics* 30:295-301.
- Trivers, R. L. 1972. Parent investment and sexual selection, Pages 136-179 *in* B. Campbell, ed. *Sexual selection and the descent of man*. Chicago, Aldine Press.
- . 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 11:249-264.
- Valone, T. J. 1989. Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos* 56:357-363.

- Valone, T. J., and J. J. Templeton. 2002. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 357:1549-1557.
- Van Moorter, B., J. M. Gaillard, J. W. M. Hewison, S. Said, A. Coulon, D. Delorme, O. Widmer et al. 2008. Evidence for exploration behaviour in young roe deer (*Capreolus capreolus*) prior to dispersal. *Ethology, Ecology and Evolution* 20:1-15.
- Van Valen, L. 1971. Group selection and the evolution of dispersal. *Evolution* 25:591-598.
- Van Vuren, D., and K. B. Armitage. 1994. Survival of dispersing and philopatric yellow-bellied marmots: what is the cost of dispersal? *Oikos* 69:179-181.
- Vaughan, N., E. A. Lucas, S. Harris, and P. C. L. White. 2003. Habitat associations of European hares *Lepus europaeus* in England and Wales: implications for farmland management. *Journal of Applied Ecology* 40:163-175.
- Venable, D. L., and J. S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments *American Naturalist* 131:360-384.
- Vercken, E., and J. Clobert. 2008. Ventral colour polymorphism correlates with alternative behavioural patterns in female common lizards (*Lacerta vivipara*). *Ecoscience* 15:320-326.
- Virgl, J. A., and F. Messier. 1993. Evaluation of body-Size and body condition indexes in muskrats. *Journal of Wildlife Management* 57:854-860.
- Vitz, A. C., and A. D. Rodewald. 2010. Movements of fledgling ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*) and worm-eating warblers (*Helmitheros vermivorum*) within and beyond the natal home range. *Auk* 127:364-371.
- Waser, P. M., S. N. Austad, and B. Keane. 1986. When should animals tolerate inbreeding. *American Naturalist* 128:529-537.
- Waser, P. M., S. R. Creel, and J. R. Lucas. 1994. Death and disappearance-estimating mortality risks associated with philopatry and dispersal. *Behavioural Ecology* 5:135-141.
- Wauters, L., and A. A. Dhondt. 1989. Body weight, longevity and reproductive success in two different habitats. *Journal of Animal Ecology* 58:637-651.
- . 1993. Immigration Pattern and Success in Red Squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:159-167.
- . 1995. Lifetime reproductive success and its correlates in female eurasian red squirrels. *Oikos* 72:402-410.

- Wauters, L. A., M. Vermeulen, S. Van Dongen, S. Bertolino, A. Molinari, G. Tosi, and E. Matthysen. 2007. Effects of spatio-temporal variation in food supply on red squirrel *Sciurus vulgaris* body size and body mass and its consequences for some fitness components. *Ecography* 30:51-65.
- Weisser, W. W. 2001. The effect of predation on dispersal, Pages 185-192 *in* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford, Oxford Press University.
- Wolff, J. O. 1993. What is the role of adult in mammalian dispersal? *Oikos* 68:173-175.
- . 1994. More on juvenile dispersal in mammals. *Oikos* 71:349-352.
- Wright, S. 1932, The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution *Proceedings of the 6th International Congress of Genetics*:355-366.
- . 1946. Isolation by Distance under Diverse Systems of Mating. *Genetics* 31:39-59.
- . 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenetics* 15:323-354.
- Yoder, J. M., E. A. Marschall, and D. A. Swanson. 2004. The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology* 3: 469-476.



Photo : James Corwell

A